ÜBER DEN MÄNNLICHEN BEGATTUNGS-APPARAT EINIGER CHRYSOMELIDEN

EIN BEITRAG ZUR PHYLOGENIE DES COPULATIONSAPPARATES DER KÄFER

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

EINER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER VEREINIGTEN FRIEDRICHS-UNIVERSITÄT

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

VORGELEGT VON

WILHELM HARNISCH

AUS BERKAU

MIT 71 FIGUREN IM TEXT UND 1 TAFEL

HALLE a. S.

1915

Referent: Herr Professor Dr. V. HAECKER

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«. Band CXIV, 1. Heft

MEINEM VATER IN DANKBARKEIT

ZUGEEIGNET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546024_0098

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 2
Material und Technik 5
Spezieller Teil 6
Gesamtübersicht über die männlichen Organe von *Lina populi* . 6
Innere Geschlechtsorgane 10
a) Hoden mit Samenleitern (Vasa deferentia) 10
b) Die Anhangsdrüsen 13
c) Der Ductus ejaculatorius 15
d) Die Prostata 17
Der Copulationsapparat 20
a) Letzte sichtbare Segmente 20
b) Penis mit Atrium genitale und 7. und 8. Ventralplatte . . 23
c) Rutenblase mit Praepenis 26
Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion 34
Die weiblichen Geschlechtsorgane 42
a) Im allgemeinen 42
b) Der weibliche Geschlechtsapparat von *Lina populi* 46
Die Begattung 50
a) Copulationsvorgang 50
b) Austreibemechanismus 51
Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden 55
a) *Plateumaris sericea* L. 56
1. Chitinskelet 56
2. Funktion und Muskulatur 58
b) *Clytra quadripunctata* L. 58
1. Chitinskelet 58
2. Funktion und Muskulatur 61

Seite
Allgemeiner theoretischer Teil 63
Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates 63
Vergleichende morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates 67
Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 84
Verzeichnis der benutzten Literatur 87
Erklärung der Tafel 94

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde unternommen im Hinblick auf die Bastardierungsversuche, die in neuerer Zeit im Interesse der experimentellen Vererbungsforschung angestellt werden. Es galt, die Ursache festzustellen, warum die Kreuzung zweier, auch verwandter Käfer mit so großen Schwierigkeiten verknüpft ist. In der Literatur findet man wiederholt die Ansicht vertreten, daß die genaue Anpassung des männlichen Copulationsapparates an die Scheide des Weibchens diese Bastardierung unmöglich mache; doch ist bisher bei Käfern kein einziger Beleg dafür erbracht. Ich beabsichtigte daher, an einer Species möglichst genau das wechselseitige Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen festzustellen und weiter — was für unsre Frage eigentlich erst entscheidend ist — ob genügende Unterschiede zwischen Verwandten überhaupt vorhanden sind. Zwar ist bekanntlich der Penis bei jeder Species anders geformt; aber schon die bloße Beobachtung, daß dieser nur mit der Spitze in die Scheide des Weibchens eindringt, eröffnet für die oben erwähnte Ansicht eine Schwierigkeit, die nicht ohne weiteres zu lösen ist. Es galt daher zuerst die Morphologie des ganzen männlichen Geschlechts- und Copulationsapparates festzustellen, um an der Hand dieser anatomischen Grundlage Schlüsse auf den Begattungsvorgang zu ermöglichen. Das Weibchen wurde nur insofern einer Betrachtung unterzogen, als die Kenntnis seines Geschlechtsapparates zum Verständnis des männlichen Copulationsapparates nötig ist.

Zu diesen Untersuchungen wählte ich die Chrysomeliden, da auch Tower diese Gruppe für seine Variationsversuche benutzt hat und in der Literatur so gut wie nichts über deren Anatomie bekannt ist. In erster Linie bearbeitete ich *Lina populi* L., denn von dieser Species stand mir ausreichendes Material zur Verfügung; ferner *Plateumaris sericea* L., *Clytra quadripunctata* L. und *Lina tremulae* F.

Die Literatur bot mir bei meinen Untersuchungen wenig Hilfe. Wohl existiert eine Anzahl von Arbeiten über den Geschlechtsapparat der Käfer, beginnend mit der »Biblia naturae« des alten Swammerdam

(1738) bis auf den heutigen Tag; doch es hat sich darin bei keinem Teile des Copulationsapparates Einigkeit über die Homologien erzielen lassen.

Die Arbeit, die dem auf diesem Gebiet unerfahrenen Leser noch immer am meisten bietet, ist die Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane von F. Stein (1847). Dieses Werk hat den Vorzug vor allen später erschienenen Veröffentlichungen, daß es vergleichend morphologisch diese Organe behandelt, und gleichzeitig ist es mit großer Sorgfalt und Genauigkeit geschrieben. Auch der männliche Copulationsapparat wird nebenbei in seiner Beziehung zum Weibchen dargelegt. Ob sich freilich Steins Behauptungen, namentlich die über die Verteilung der Segmente im Legeapparat, noch heute aufrecht erhalten lassen, mag hier unentschieden bleiben. Soviel steht jedoch fest, daß es bisher niemandem geglückt ist, ihn endgültig zu widerlegen.

Die 1875 erschienenen vergleichend anatomischen Untersuchungen von Lindemann »über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer« haben wohl sehr wichtige Tatsachen über das äußere Chitinskelett gebracht. Die Arbeit leidet aber an dem Mangel, daß sie die andern Käfergruppen nicht mit heranzieht. Daher ist es auch dem Verfasser nicht gelungen, die einzelnen Teile am Copulationsapparat im morphologischen Sinne zu definieren, was schon aus seiner Nomenklatur hervorgeht, welche die einzelnen Stücke nach ihrer zufällig äußeren Form benennt. Ein weiterer Mangel ist der, daß Lindemann nicht die Art der Ineinanderfügung der einzelnen Stücke beschrieben hat[1]. Es ist daher verständlich, daß er über die Funktion des Apparates nichts sagen kann. Es war dies ja auch weniger der Zweck seiner Arbeit, sondern vielmehr der, auf diesem Wege, »die Verwandtschaften der Borkenkäfer zu begreifen und mit der Zeit die Geschichte dieser Familie zu entziffern« (S. 199).

Der Gedanke, die Penisform als Artunterscheidungsmerkmal zu verwenden, tauchte bereits bei v. Siebold (1848)[2] auf und wurde später besonders von G. Kraatz (1878 und 1881, 2 und 3) vertreten, der zu diesem Zwecke (1881, 3) eine Tafel mit den verschiedenen Penisformen der europäischen Cetoniiden herstellen ließ. Auch Weise (1886, 2; 1889, 3 und 4; 1893, 14) betrachtet den Penis der Käfer nur unter diesem Gesichtspunkte. Die genannten drei Autoren haben indessen nur die Chitinteile behandelt, bzw. die äußeren Umrisse dargestellt.

Die Arbeit von Escherich (1892) entwickelt mehr theoretisch und

[1] Vgl. Fig. 64—67.

[2] Die in Klammern beigefügten Erscheinungsjahre deuten gleichzeitig auf das Literaturverzeichnis hin.

zwar vom biologischen Standpunkte aus die Bedeutung des Unterschiedes der Genitalapparate der Insekten zur Verhinderung einer Begattung zwischen verschiedenen Arten.

Er fand jedoch hierin einen Gegner in VERHOEFF, der 1893 damit begann, das Abdomen der Käfer vergleichend morphologischen Betrachtungen zu unterziehen. Leider gilt von dieser und den zahlreichen folgenden Arbeiten das, was WANDOLLECK (1906) — S. 482 — darüber schreibt: »Es lag dem Autor wohl die Absicht vor, alles Bekannte endgültig abgeschlossen vorzuführen. Leider sind aber die Arbeiten dieses Autors über diesen Gegenstand nur mit großer Mühe zu verstehen und daher sehr schwer benutzbar, welche Eigenschaft noch durch die meist ganz unbrauchbaren Figuren erhöht wird. Das erste liegt vornehmlich in seinem Wunsche, überall zu generalisieren und dann aus den nicht gerade übermäßig zahlreichen Funden morphologische Definitionen anzustellen. Vielfach setzt er dann bei dem Leser schon das voraus, was dieser erst aus der Arbeit lernen will und was dem Autor natürlich ganz geläufig ist. Das letztere liegt wohl daran, daß er zuerst trockenes Material benutzte und stets die einzelnen Teile getrennt, womöglich nur zur Hälfte und noch nicht einmal schematisch abbildete.« Dazu kommt, daß VERHOEFF für jedes Teilchen einen besonderen Spezialnamen einführt, der oft nur für eine bestimmte Species Geltung hat, wodurch eine verwirrende Namenfülle entsteht. Diese Umstände erschweren es mir, in vorliegender Abhandlung auf die Einzelheiten näher einzugehen, zumal der Verfasser auch mir, wie all seinen andern Kritikern, vorwerfen würde, ihn nicht verstanden zu haben. Sachlich ist bei der mangelnden Begründung seiner Homologisierungen kaum etwas zum Verständnis zu gewinnen. Nur wo er offensichtliche Fehler begeht, werde ich seine Ausführungen zurückweisen müssen.

WANDOLLECK (1906) beschreibt das Chitinskelet des weiblichen Apparates. Da er von VERHOEFF ohne Nachprüfung die Zehngliedrigkeit des Käferabdomens übernommen hat, so kommt er in offenbare Schwierigkeiten mit der Bezeichnung der zum Legeapparat verwendeten Platten, ohne dies jedoch zuzugeben. Oder aber er beschreibt bei *Lina populi* (S. 551), daß das neunte Tergit in Rudimenten ventral vom After erhalten sei. Zu diesem Resultat wird er dadurch geführt, daß er das neunte wahre Tergit als achtes gezählt hat. Dagegen ist es ein fundamentaler Nomenklaturbegriff, daß der After die Grenze zwischen Tergiten und Sterniten bildet, was auch KERSCHNER (1913) nicht beachtet hat.

BORDAS (1899, 1, 2, 3) gibt uns eine gute Beschreibung der inneren Geschlechtsorgane nach Gruppen übersichtlich zusammengestellt, be-

schreibt dabei auch kurz das Chitinskelet des Copulationsapparates und bringt eine schematische Abbildung des Penis der Chrysomelide *Timarcha* (1899, 3).

An Monographien über einzelne Käfer existieren die von Strauss-Dürkheim (1828, 2) und die von Boas (1893, 1) über den Maikäfer, von Demandt (1912, 3) über *Dytiscus* und von Kerschner (1913, 2) über *Tenebrio*. Da hier nur jede Species für sich behandelt wird, ohne Rücksicht auf die andern Käfergruppen, so kommen diese Arbeiten nur zum Vergleich für mich in Betracht. Dagegen hat die biologische Arbeit von Blunk (1912) über das Geschlechtsleben von *Dytiscus marginalis* mir wertvolle Aufschlüsse über den Begattungsvorgang verschafft.

Die genannte Literatur konnte erst für mich in Betracht kommen, nachdem ich selbständig den Copulationsapparat von *Lina populi* erforscht hatte. Erst dann konnte ich die andern Arbeiten zum Versuch einer einheitlichen Homologisierung heranziehen, wobei ich mir auch die Aufgabe stellte, in die verwirrende Nomenklatur einige Ordnung hineinzubringen. Dabei zeigte sich jedoch die Notwendigkeit, so weit als möglich die bisher beschriebenen Arten selbst nachzuprüfen. Als Ergebnis dieser weiteren Untersuchungen erwies sich nun tatsächlich eine Vergleichbarkeit im Bau des Copulationsapparates der Coleopteren in mancher Beziehung. Außerdem zeigten sich auch Anhaltspunkte für die Phylogenie des Copulationsapparates, auf die ich daher in einem besonderen Teil eingehen werde.

Vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Halle angefertigt auf Veranlassung des Herrn Professor Haecker; und bevor ich an die Ausführung gehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer für das stete Interesse, mit dem er diese Arbeit gefördert hat, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen, ebenso Herrn Professor Bruel für seine Ratschläge und manche andre wertvolle Beihilfe; wie auch Herrn Professor Taschenberg, der mich bei der Bestimmung der Käfer bereitwilligst unterstützt hat. Frl. Dr. Leffler bin ich sehr dankbar für ihre freundliche Hilfe beim Lesen der Korrektur.

Material und Technik.

Das gesammelte Material von *Lina populi* und *tremulae* verwahrte ich lebend in Glaskästen. In diesen legten auch die Weibchen ihre Eier an den gereichten Pappelblättern ab. Nach etwa 8 Tagen krochen die jungen Larven aus, deren Aufzucht nicht ohne Schwierigkeiten ist, da sie nur junge Blätter annehmen und sich von den verwelkten nicht zu dem frischen Futter hinfinden. Ich mußte sie daher jeden Tag mit

einem feinen Haarpinsel auf die neuen Blätter übertragen. Das Futter muß immer frisch und reichlich vorhanden sein, denn schon ein Tag Hunger genügt bei älteren Larven, daß sämtliche Tiere sich zu früh in Puppen verwandeln, woraus dann nur verkrüppelte Käfer hervorgehen.

Für makroskopische Präparate benutzte ich am liebsten frisches Material, das ich in den Sommermonaten immer vorrätig hielt. Für die übrige Zeit konservierte ich mit Formol: Ich betäubte zu diesem Zwecke die Tiere mit Äther, entfernte die Flügel und schnitt in die Rückendecke eine Öffnung oder trennte den Thorax vom Abdomen, bevor ich sie in die 2%ige Lösung brachte. Wurden diese Maßregeln nicht getroffen, so drang das Formol nicht genügend ein.

Zum Studium der Chitinteile kochte ich die Käfer in verdünnter Kalilauge oder stellte sie in dieser Flüssigkeit 24 Stunden in den Wärmeofen.

Bei makroskopischen Untersuchungen benutzte ich ein Binocular[1].

Für die Mikrotombehandlung konservierte ich am vorteilhaftesten heiß (45°) mit

Alkohol	500 g,
Wasser	500 g,
Sublimat	35 g,
Kochsalz	5 g,

worin die Objekte je nach der Größe $^1/_2$—2 Stunden belassen wurden. Das Sublimat wurde in Jodalkohol ausgezogen.

Nach der Konservierung kamen die Präparate auf 3 × 24 Stunden in Seifenspiritus zum Erweichen des Chitins. Beim Einbetten in Paraffin hat man darauf zu achten, daß man Totalpräparate nicht unter 24 Stunden in absolutem Alkohol belassen darf, in Xylol etwa 10 Stunden und 3—4 Stunden im flüssigen Paraffin.

Am besten ließen sich Schnitte in der Dicke von 15 μ herstellen, die für meine morphologischen Betrachtungen völlig ausreichend waren; und nur wo es mir darauf ankam, histologische Einzelheiten zu erkennen, stellte ich auch Schnitte von 5—10 μ her.

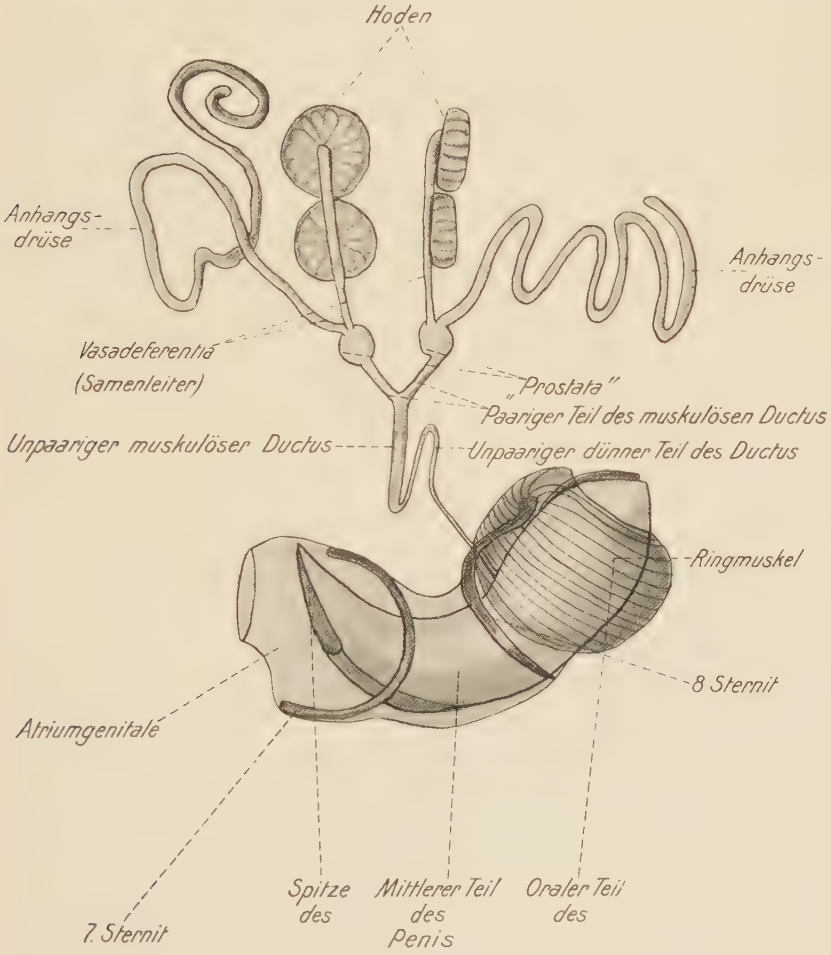
Spezieller Teil.

Gesamtübersicht über die männlichen Organe von Lina populi.

Bevor wir an die Einzelbeschreibung der Organe gehen, wollen wir kurz den ganzen Geschlechtsapparat in seiner Gesamtheit betrachten

[1] Seibert mit Oc. 0 u. 2, Obj. 0 u. I.

(Textfig. 1). Dabei benutze ich eine teilweise ungewöhnliche Nomenklatur, deren Begründung durch das Folgende noch erbracht werden soll. Die beiden Hoden münden in die paarigen Samenleiter und diese je in ein kugeliges Organ, die »Prostatadrüsen«, an welchen auch die



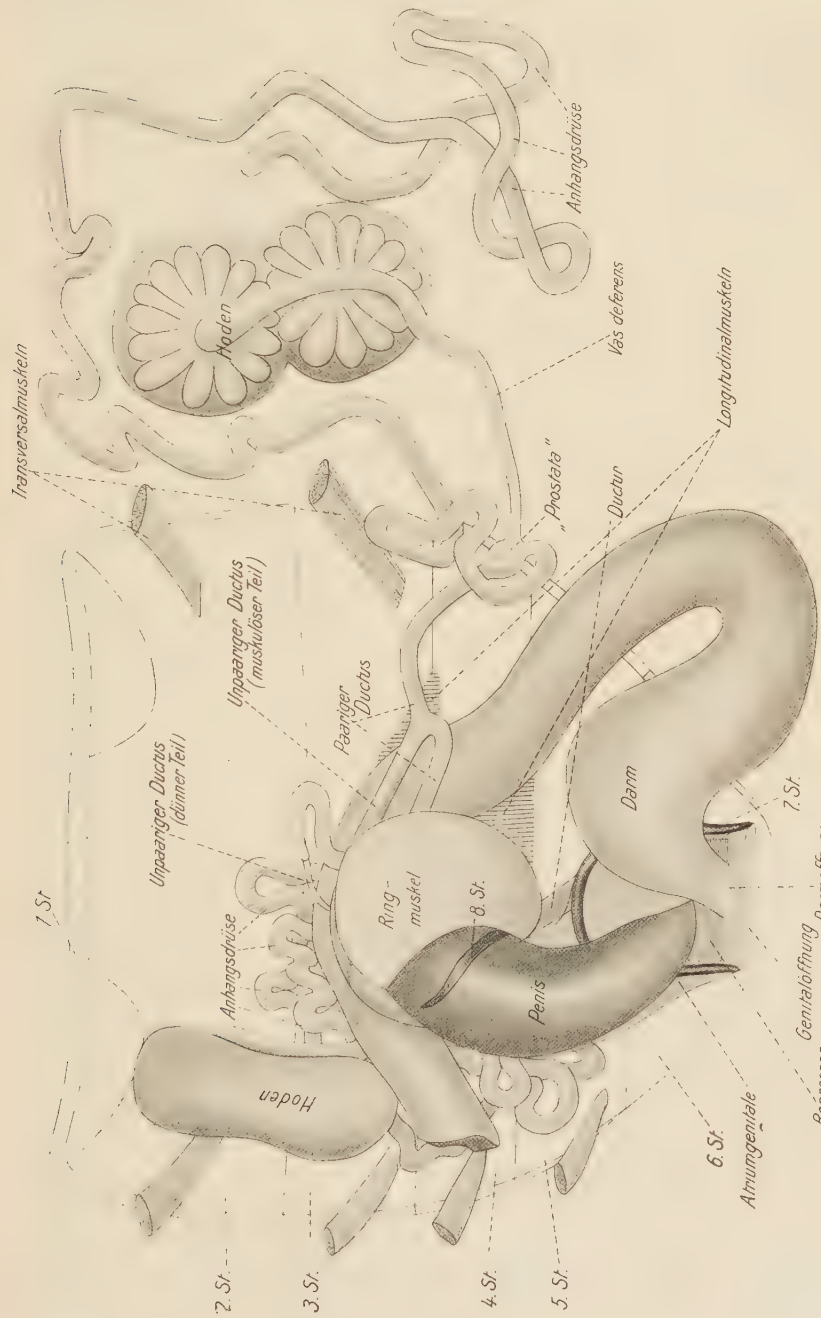
Textfig. 1.

Lina populi ♂: Schematisches Übersichtsbild der Geschlechtsorgane.

langen schlauchförmigen Anhangsdrüsen ansitzen. Die beiden Prostatadrüsen sind selbst nur die Enderweiterungen der beiden Arme des paarigen Ductus ejaculatorius, die sich bald zu einem gemeinsamen Gang vereinigen. An dem unpaarigen Stück können wir wieder deutlich zwei Teile unterscheiden, einen dickeren oberen und einen

dünneren unteren. Ich verwende die Bezeichnung oben und unten der Einfachheit halber, indem ich unter »oben« die Richtung zum Hoden und unter »unten« die Richtung vom Hoden weg verstehe. Das dünnere Ende mündet in den Penis. Dieser hat eine gebogene Gestalt, und ein großer Muskel, der sein orales Ende umgibt, verleiht ihm ein keulenförmiges Aussehen. Außer diesem oralen Teil unterscheide ich noch die Spitze und den mittleren Teil. Wenn auch diese Einteilung rein willkürlich ist, so dient sie doch dem leichteren Verständnis bei der folgenden Beschreibung. Der Penis steckt in einer häutigen Hülle, dem Atrium genitale, in dem die 7. und 8. Bauchplatte eingesprengt liegen.

Um einen Gesamtüberblick über die Lage des männlichen Geschlechtsapparates im Körper zu erhalten, stellen wir folgendes Präparat her, das auch der Textfig. 2 zugrunde lag: Wir entfernen die Rückendecke und das dichte Gewirr von Fett und Tracheen. Nun ziehen wir vorsichtig den vorderen Abschnitt des Verdauungstractus heraus und schneiden ihn links neben dem Penis durch. Die hintere Darmschlinge legen wir nach der rechten Seite herüber, wodurch der Penis sichtbar wird. Dieser reicht ungefähr vom Anfang des 3. bis zum Ende des 6. Sternits und liegt asymmetrisch im Körper, so daß seine konvexe Seite nach links und die konkave nach rechts zu liegen kommt. Ich will hier gleich vorausschicken, daß er beim Heraustreten eine Drehung von 90° (in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers) beschreibt, so daß im ausgestreckten Zustand seine Medianebene mit der Medianebene des Körpers zusammenfällt. Ich bezeichne daher im folgenden die konvexe Seite als die Oberseite und die konkave als die Unterseite des Penis. Das Atrium, das den Penis umgibt, mündet ventralwärts des Darmes nach außen. Das in dasselbe eingesprengte 7. Sternit liegt zwischen Penis und letztem Bauchschild. Der Ductus ejaculatorius, der von rechts her in den Penis mündet (Textfig. 2), lagert sich ventralwärts von diesem s-förmig gekrümmt, um für das Heraustreten des Penis den nötigen Spielraum zu gewähren (Textfig. 26). Die beiden Hoden liegen links und rechts oralwärts vom Penis mit derjenigen Flächenseite nach der Mitte zu gerichtet, an der die Vasa deferentia ansetzen (Textfig. 2). Die beiden Anhangsdrüsen liegen rechts, links und oralwärts vom Penis dicht verknäuelt. Bei unsrer Abbildung sind auf der rechten Seite die Geschlechtsorgane herauspräpariert und ausgebreitet, um ihre Größenverhältnisse erkennen zu lassen. Es muß noch bemerkt werden, daß die Länge der rechten und linken Ausführungsgänge nicht übereinstimmt. Man könnte dies für eine Folge der seitlichen Lage des Penis halten, wenn die Asymmetrie der Geschlechtsorgane nicht schon bei anderen



Textfig. 2.

Lina populi ♂: Gesamtübersicht über die Lage der Geschlechtsorgane. Vergr. 14mal.

Gruppen bekannt wäre, wo der Penis keine Drehung beschreibt (Bruel bei *Calliphora* 1877).

Folgende Tabelle gibt die Größe der inneren Geschlechtsorgane nach Messungen an verschiedenen Tieren an:

links		rechts
2,0 mm	Hoden	2,0 mm
1,4 mm	Vasa deferentia	2,0 mm
20,0 mm	Anhangsdrüsen	20,0 mm
1,1 mm	paariger Ductus	1,9 mm
Unpaariger Ductus, dicker Teil .		2,5 mm
Unpaariger Ductus, dünner Teil .		2,0 mm
Penis		3,1 mm

Innere Geschlechtsorgane.

a) Hoden mit Samenleitern (Vasa deferentia).

Den Ausführungen über die inneren Geschlechtsorgane muß ich vorausschicken, daß es mir nur darum zu tun war, die Morphologie derselben festzustellen. Auf histologische Feinheiten einzugehen, lag nicht innerhalb der Grenzen meiner Arbeit. Freilich ließen sich auch einige diesbezügliche Erörterungen nicht umgehen, soweit sie für das Verständnis unseres Gegenstandes nötig waren.

Mit den inneren Geschlechtsorganen der Coleopteren hat sich Bordas (1899, 1, 2, 3 und 1900, 1, 2) in größeren Arbeiten beschäftigt. Es sind die ersten genaueren Veröffentlichungen auf diesem Gebiete, und ich darf daher die älteren, deren Reihe beim alten Swammerdam (1738) beginnt, an dieser Stelle unberücksichtigt lassen. In der umfangreichsten dieser Arbeiten: »Recherches sur les organes réproducteurs mâles des coléoptères« (1900, 2) beschreibt der Verfasser mehr oder weniger ausführlich die Geschlechtsdrüsen und Ausführungsgänge fast aller Käferfamilien. Er unterscheidet (S. 299) zwei Hodentypen:

I. einfache röhrenförmige (»simples, tubuleux«) und
II. zusammengesetzte Hoden (»organes à testicules composés«).

Bei den letzteren unterscheidet er wieder zwei Untergruppen:
a) büschelartige (»fasciculés«) und
b) traubenförmige (»disposés en grappes«).

Dem Typus II a) gehören an: *Aphodiinae, Copriinae, Geotrupinae, Melolonthinae, Rutelinae, Lucanidae, Cetoninae, Curculionidae, Cerambycidae* u. a., darunter auch die meisten Gattungen der Chrysomeliden.

Die büschelartigen Hoden zerfallen bei diesen Gruppen wieder beiderseits in zwei bis zwölf Einzelhoden[1]. Bei den Chrysomeliden sind es zwei (s. Bordas, 1900, 2, S. 426, s. Fig. 1). In der Arbeit (1899, 3) will Bordas uns eine Abbildung des Hodens von *Lina populi* geben. Aber schon ein flüchtiger Blick genügt, um zu erkennen, daß dem Verfasser bei der Bestimmung der Species ein Irrtum unterlaufen sein muß. Die Abbildung auf seiner Tafel VIII, Fig. 3 zeigt uns einen traubenförmigen Doppelhoden, an dem jede Traube ihren eigenen Ausführungsgang besitzt. An der einen, von der die Fetthülle abpräpariert ist, kann man 25 Follikel zählen. Das sind drei grundlegende Abweichungen von dem Hoden von *Lina populi*. Bei unserm Käfer haben wir eine ganz charakteristische Form, wie wir sie auf keiner Abbildung von Bordas finden. Jeder Hoden besteht aus zwei selbständigen Rosetten, die aber nur einen gemeinsamen Ausführungsgang haben (Textfig. 1, 2). Vergleichen wir diesen Hoden mit dem von *Chrysomela geminata* und *Chrysomela graminis*, so sehen wir, daß der von *Lina populi* morphologisch in der Mitte zwischen beiden steht. Bei ersterem hat jede Rosette ihren eigenen Ausführungsgang (Textfig. 3 *A*), die sich erst hinterher vereinigen. Bei dem andern Typus, der bei *Chrysomela graminis* ausgeprägt ist, sind die beiden Rosetten miteinander verwachsen und münden beide in denselben Gang (Textfig. 3 *B*). Denken wir uns am Typus Textfig. 3 *A* den einen Ausführungsgang so weit verkürzt bis zum gänzlichen Wegfall, so haben wir den Typus, wie wir ihn bei unserem Tier finden: Textfig. 1, 2, 4.

Textfig. 3.

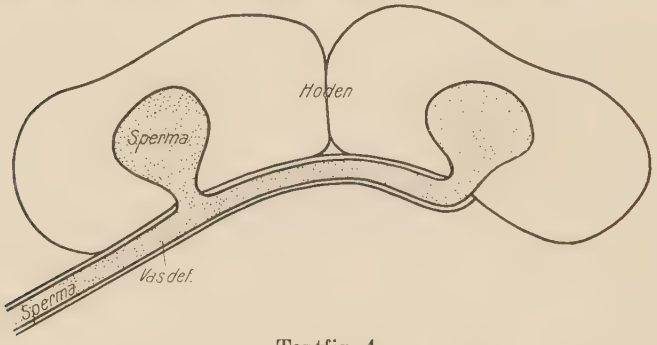
Zwei Hodentypen: *A. Chrysomela geminata, B. Chr. graminis.*

Die beiden Rosetten sind von einer dichten Fettmasse eingehüllt, die die genauere Gestalt nicht erkennen läßt (Fig. 2 links). Ein Frontalschnitt (Fig. 5) genügt aber, um zu erkennen, daß die einzelnen Follikel ziemlich regelmäßig zu einer Rosette angeordnet sind. Ihre Zahl beträgt in beiden Rosetten je 14. Die Spermabildung schreitet von innen nach außen fort, sodaß sich das mit reifem Sperma gefüllte Lumen des

[1] Um Mißverständnissen beim Vergleich mit dieser Arbeit von Bordas vorzubeugen, möchte ich auf einen Druckfehler hinweisen, der sich darin findet: Bei den Erklärungen der Tafeln ist die Zahl immer um 2 zu hoch angegeben. So muß man z. B. auf S. 436 lesen statt Planche XIX: XVII, statt XX: XVIII usw.

Hodens immer mehr erweitert. Auf der linken Rosette kann man sehen, wie bereits zwei Follikel mit fertigem Sperma beinahe angefüllt sind. Textfig. 4 gibt uns einen schematischen Längsschnitt, nach Quer- und Frontalschnitten rekonstruiert. Er zeigt, wie die ungefähr kugelförmigen Lumina sich verjüngen und in den gemeinsamen Ausführungsgang münden.

Dieser ist relativ weit und bietet so einer größeren Sperma-



Textfig. 4.

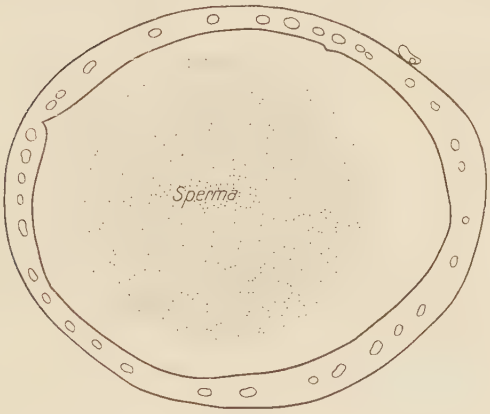
Lina populi ♂: Schematischer Sagittalschnitt durch den Hoden. Vergr. 40mal.

Textfig. 5.

Lina populi ♂: Schematisierter Horizontalschnitt durch den Hoden. Vergr. 40mal.

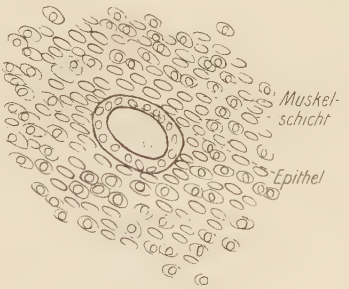
masse Platz, ersetzt somit eine Samenblase, die wir bei *Lina populi* nicht ausgeprägt finden. Auch in ihrer Verlängerung unterhalb des Hodens zeigen die Vasa deferentia anfangs ein sehr weites Lumen. Sie sind bei geschlechtsreifen Tieren immer dicht mit Sperma angefüllt, dienen also ebenfalls als Reservoir (Textfig. 6). Je enger das Vas deferens wird, desto weniger dicht sind die Spermatozoen angehäuft, ja in der Nähe der »Prostata« machen sie bereits einen degenerierten Eindruck,

und im Lumen dieser Drüse finden wir sie gar nicht mehr. Die Wandung des Samenleiters besteht oben aus einem ziemlich starken Epithel (Textfig. 6), dessen Zellgrenzen man nicht erkennen kann. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Wand des Samenleiters drüsiger Natur ist, wie es DEMANDT vom »Nebenhoden« des *Dytiscus* sagt. Dafür spricht das Sekret, in dem wir die Spermatozoen im Lumen des Vas deferens eingebettet finden. Weiter unten, wo das Epithel noch ungefähr den vierten Teil seiner ursprünglichen Dicke zeigt (Textfig. 7), es also nicht mehr in dem Maße secretorisch sein kann, finden wir die zu weit vorgedrungenen Spermatozoen im abgestorbenen Zustande. Textfig. 6 zeigt uns einen schematisierten Schnitt durch das Vas deferens in der Nähe des Hodens. Wir haben hier eine einschichtige Wandung. Weiter unten beginnt jedoch eine zweite Schicht, die ungefähr in dem Maße an Dicke zunimmt, als die Stärke der inneren Wand und die Größe des Lumens abnimmt (Textfig. 7). Diese Schicht besteht aus Längsmuskelfasern, wie auch BORDAS (1899, 1) angibt.



Textfig. 6.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den oberen Teil des Vas deferens in der Nähe des Hodens. Vergr. 300mal.



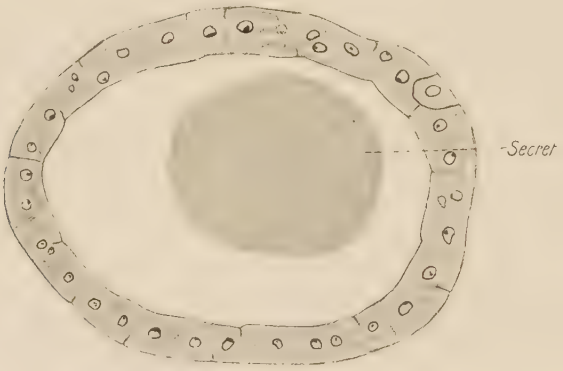
Textfig. 7.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den unteren muskulösen Teil des Vas deferens. Vergr. 300mal.

b) Die Anhangsdrüsen (Mesadenien [Bordas], Kittdrüsen, Ectadenien [Escherich], Prostatadrüsen [Brüel]).

Die Anhangsdrüsen sind zwei sehr lange schlauchförmige Gebilde von gleichmäßiger Dicke (Textfig. 1 und 2). Oft findet man bei ihnen Abnormitäten, so z. B. daß bei ihrer verknäulten Lage die Kreuzungspunkte einer Schleife miteinander verwachsen sind. Auch habe ich das sonst einfach rund abgestumpfte Ende gabelförmig gefunden.

Demandt (1913) gibt uns ein Schnittbild der Anhangsdrüse bei *Dytiscus*; ein Drüsenepithel von langen Cylinderzellen umgibt das Lumen. Außen herum verläuft eine Muskelschicht mit Longitudinalfasern. Bordas (1899, 1) (Taf. VII, Fig. 10) bildet einen Querschnitt durch die Anhangsdrüse einer Chrysomelide (*Agelastica*) ab. Auch hier finden wir das drüsige Cylinderepithel. Der außen herum verlaufende Muskelring ist jedoch sehr schwach. Bei *Lina populi* habe ich nun ungefähr die Verhältnisse gefunden, wie sie Bruel (1897, S. 517) bei *Calliphora* schildert: »Frisch präpariert haben sie ein weiß glänzendes Aussehen; es rührt dies von dem milchigen Secret her, mit dem sie prall erfüllt sind, nicht aber von der Wandung. Denn diese ist außerordentlich dünn und rechtfertigt die Bezeichnung Drüse überhaupt



Textfig. 8.

Lina populi ♂: Querschnitt durch die Anhangsdrüse. Vergr. 300mal.

schlecht. Sie besteht aus einem peritonnalen Überzug und einem ziemlich flachen Epithel mit rundlichen Kernen und auf Schnitten schwer wahrnehmbaren Zellwänden.« Auch die Wandung dieses Organs bei *Lina populi* macht durchaus nicht den Eindruck eines funktionierenden drüsigen Gewebes (Textfig. 8). Zellgrenzen sind kaum sichtbar, sodaß wir den Eindruck eines durchlaufenden Gerüstes haben, in dessen Maschen nur noch Reste von Secretgranulae vorhanden sind und in denen die auch vacuoligen Kerne hängen. Das Gerüst läßt sich mit Hämatoxylin färben, nicht aber mit Anilinfarben, während das Secret im Lumen mit Orange G gefärbt kräftig gelb aussieht. Eine Muskelschicht befindet sich an unserm Organ nicht, nur eine kaum erkennbare Peritonnalhülle. Schon Bruel (1897) hat sich mit der Frage beschäftigt: Wie kann ein

derartig durchsichtiges Epithel eine solche Menge Secret liefern? Und er kommt zu dem Ergebnis, daß das Secret bereits während des Puppenstadiums abgesondert wird. Er gibt auch eine Abbildung der Drüse aus diesem Stadium: Das Epithel besteht aus langen Cylinderzellen und die Peritonnalhülle ist kräftiger entwickelt. Hierdurch angeregt, sah ich das spärliche Material durch, das ich an Schnitten von frisch geschlüpften Käfern und Puppen zufällig besaß und konnte auch hier feststellen, daß die Drüse schon in diesem Stadium mit Secret gefüllt ist, das Epithel stärker und mit vollen Kernen. Dazu die Peritonnalhülle deutlicher erkennbar, ähnlich wie es Bordas (1899, 1) Taf. VII, Fig. 10 bei *Agelastica* abbildet. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ihm bei seiner Abbildung zufällig ein frischgeschlüpftes Tier vorgelegen hat. Ob sich die äußere Hülle als Muskelschicht deuten läßt, wie Bordas angibt, erscheint mir nach seiner gegebenen Abbildung mehr als fraglich. Es wäre ja im Hinblick auf die Ausstoßung des Secretes naheliegend, für diese Hülle muskuläre Natur anzunehmen. Ich habe jedoch weder bei *Lina populi*, noch bei andern Chrysomeliden nur die geringste Spur von Muskeln gefunden, und es wird sich bei *Agelastica* nicht anders verhalten.

Anscheinend wird bei unsern Tieren durch den erhöhten Druck der Leibesflüssigkeit bei der Copula das Secret herausgetrieben. Anders liegt der Fall bei *Dytiscus* (Demandt 1912). Hier ist eine Muskelschicht notwendig, um den Widerstand des dicken Epithels zu überwinden, und dieses wieder muß so stark sein, da die Geschlechtstätigkeit des *Dytiscus* sich auf 2 Jahre ausdehnt (s. Blunk 1912, S. 184) und daher eine wiederholte Secretabsonderung nötig ist. Bei unserem Tier, das nur eine Lebensdauer von wenigen Wochen besitzt, genügt die einmalige Secretbereitung.

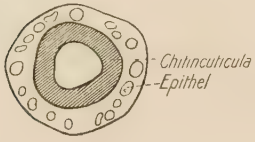
Dieses Secret ist eine farblose körnige Masse von syrupartiger Zähigkeit und färbt sich bei meiner Doppelfärbung lebhaft mit Orange G. Auf seine eventuelle Funktion werde ich weiter unten zu sprechen kommen.

c) Der Ductus ejaculatorius.

Am Ductus ejaculatorius (Textfig. 1 u. 2) können wir zwei Hauptteile unterscheiden, den dünneren und stark chitinisierten unteren und den oberen dicken, der mit einer kräftigen Muskelschicht versehen ist. Ersterer mündet direkt in den Penis; letzterer gabelt sich oben, und man hat wegen dieser Zweiteilung die beiden Arme gewöhnlich den Samenleitern zugerechnet. Aber ihr morphologischer Bau läßt sie mit dem unpaarigen

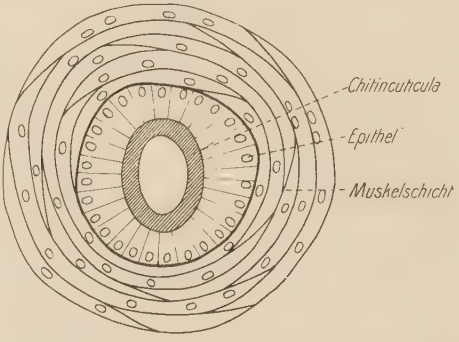
Ductus als ein einheitliches Stück erscheinen, wie ich im folgenden ausführen werde.

Betrachten wir zunächst das dünnere Ende im Schnittbild (Textfig. 9), so finden wir eine sehr starke chitinöse struktur- und farblose Intima, die sich mit Hämatoxylin blau färbt[1]. Der Kalilauge leistet sie



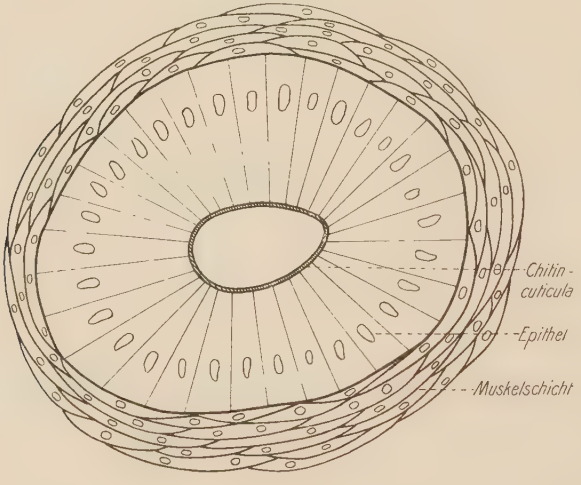
Textfig. 9.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den dünnen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.



Textfig. 10.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den muskulösen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.



Textfig. 11.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den muskulösen Teil des unpaarigen Ductus ejaculatorius gleich nach der Gabelung. Vergr. 300mal.

Widerstand, wie das gelbe Chitin, ist aber, wenigstens in dünner Schicht, für Secrete durchlässig, wie wir noch sehen werden. Das Epithel, das

[1] Über die Färbbarkeit des Chitins s. am Schluß des Abschnittes über das Chitinskelet des Penis.

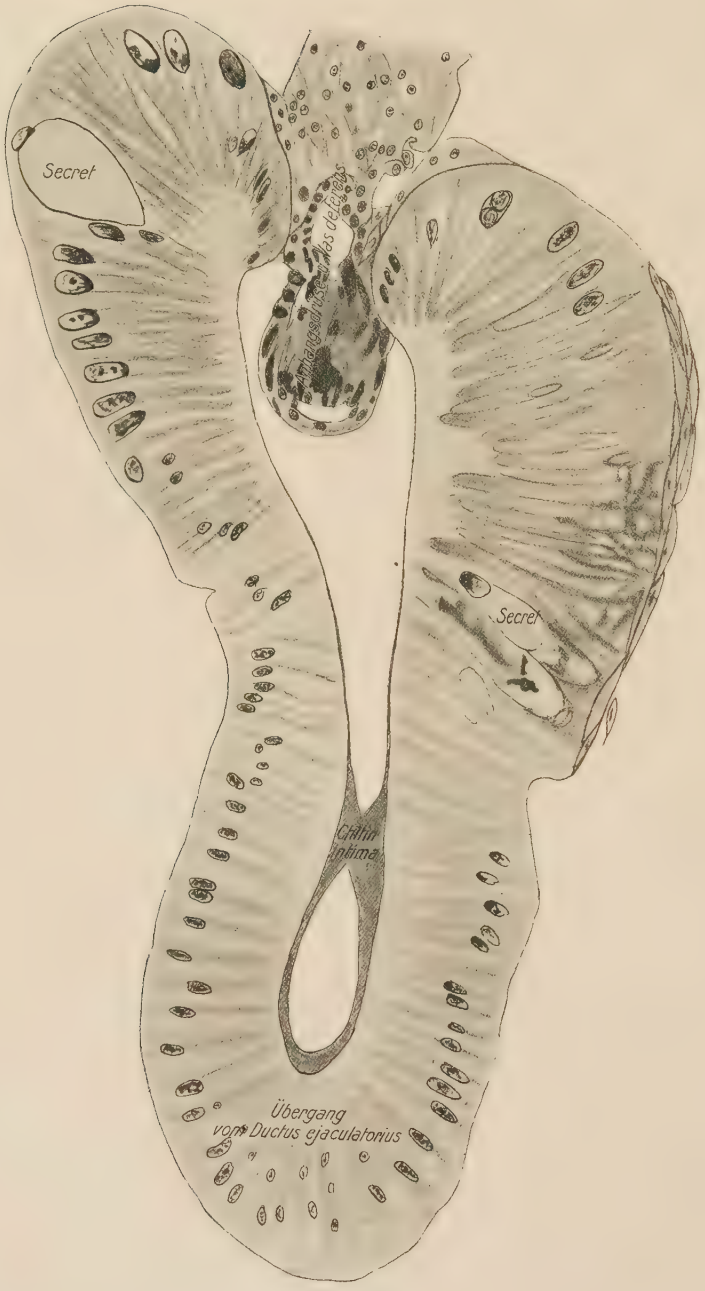
außen um die Chitinschicht herumgelagert ist, ist nicht sehr stark und zeigt verhältnismäßig große Kerne. Zellgrenzen sind nicht mehr vorhanden. Es liegt auf der Hand, daß wir es hier mit Chitinmutterzellen zu tun haben, die nach erfolgter Tätigkeit erschöpft, sich in dem Zustand mehr oder weniger großer Untätigkeit befinden. Von einer Muskelschicht ist keine Spur zu bemerken.

Etwa 2 mm nach seinem Austritt aus dem Penis läßt an der Erweiterungsstelle des Lumens die Stärke des Chitins allmählich nach (Textfig. 10). Dafür sind die Matrixzellen noch besser erhalten. Sie sind bedeutend länger und weisen deutliche Zellgrenzen auf. Um die Zellschicht herum lagert sich eine Muskelschicht, deren Fasern in fünffacher Lage spiralig angeordnet sind. Je weiter hinauf wir nun den Ductus verfolgen, um so mehr sehen wir im großen und ganzen die Weite des Lumens und die Höhe der Matrixzellen langsam zu-, die Stärke der Chitinintima aber abnehmen. Die größte Weite zeigt das Lumen kurz vor der Gabelung in einer bauchigen Erweiterung.

Textfig. 11 zeigt uns einen Arm des paarigen Ductus nicht weit nach seiner Gabelung. Wir sehen an manchen Stellen nur noch vier Schichten der Muskelfasern. Kurz darauf hört die Muskelschicht so gut wie ganz auf.

d) „Die Prostata".

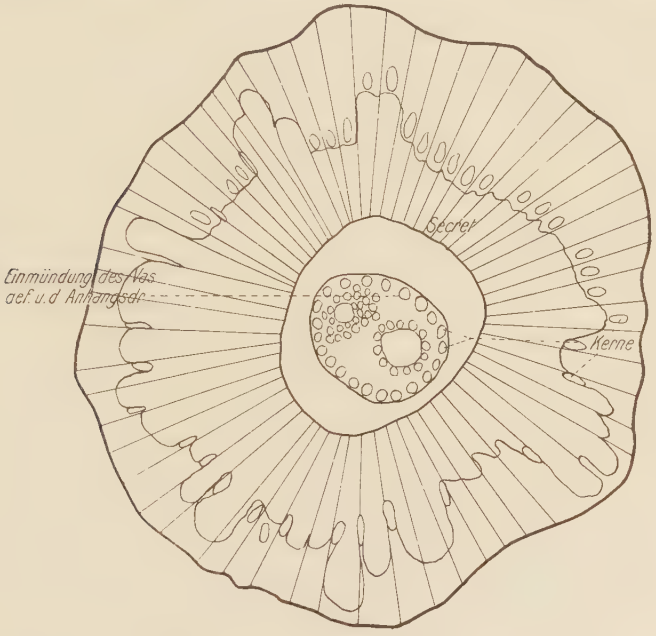
Mit »Prostata« bezeichne ich je eine der kugeligen Erweiterungen des paarigen Ductus ejaculatorius, in die die Anhangsdrüse und der Hodengang münden. Wir finden sie schon bei Hegetschweiler (1820, Textfig. 6) abgebildet unter der Bezeichnung: Vesicula seminalis. Jedoch schon der erste Autor setzt ein Fragezeichen hinter diese Benennung. Spätere Autoren waren aber weniger bedenklich, und so finden wir sogar bei Bordas diese »renflements vésiculiformes du canal déférent«, wie er sie nennt, als »vésicule« oder »receptacle séminal« bezeichnet. Ein Schnittbild durch dieses Organ (Textfig. 12) gibt er nicht. Wenn wir das Lumen des Samenleiters (Textfig. 6) betrachten und damit das der Prostata (Textfig. 12) vergleichen, so sehen wir auf den ersten Blick, daß das Organ die Funktionen eines Sammelbehälters auf keinen Fall erfüllen kann. Dagegen zeigen uns seine Wände (Textfig. 12 und 13), daß wir es mit einer funktionierenden Drüse zu tun haben. Hohe Cylinderzellen mit großen Kernen bilden die dicke Wandung. Und um das Lumen, das mit einer dünnen Chitincuticula ausgekleidet ist, sieht man eine Schicht gelb gefärbter Secretgranulae. Auf unserm Schnittbild erblicken wir zwei große Secrettropfen, deren Inhalt sich



Textfig. 12.

Lina populi ♂: Längsschnitt durch die »Prostata«. Oben einmündend Vas deferens und Anhangsdrüse, nach unten sich fortsetzend der unpaarige Ductus ejaculatorius. Vergr. 300mal.

mit Orange G kräftig färbt. Links hat das Secret den Kern zur Peripherie gedrängt, rechts der Mitte zu. Textfig. 13 zeigt uns einen Querschnitt durch die Drüse in einem späteren Stadium. Die Secretvacuolen sind nach innen zu durchgebrochen, und fertiges Secret befindet sich rings um das Lumen herum, um die Chitinintima, die wahrscheinlich als Filter dient, zu passieren. Das Secret scheint andrer Natur zu sein, als



Textfig. 13.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch die »Prostata«. Vergr. 300mal.

das, welches durch die Anhangsdrüsen abgeschieden wird. Es färbt sich etwas dunkler und ist auch feinkörniger. Auf die Möglichkeit seiner Verwendung werde ich später eingehen.

Wenn wir nun die inneren Geschlechtsorgane insgesamt betrachten, so können wir sehen, daß die beiden Abschnitte des unpaarigen Ductus, der paarige Ductus und die »Prostata« ein einheitliches Stück bilden. Der Übergang vom dünnen zum muskulösen Teil ist, wie gesagt, ein ganz allmählicher, und die Zweiteilung hat auf die Struktur des muskulösen Teiles keinen Einfluß (Textfig. 10 und 11).

Ferner geht das Cylinderepithel des Ductus direkt in das der »Prostata« über (Textfig. 12), sodaß man diese nur als den kelchförmigen

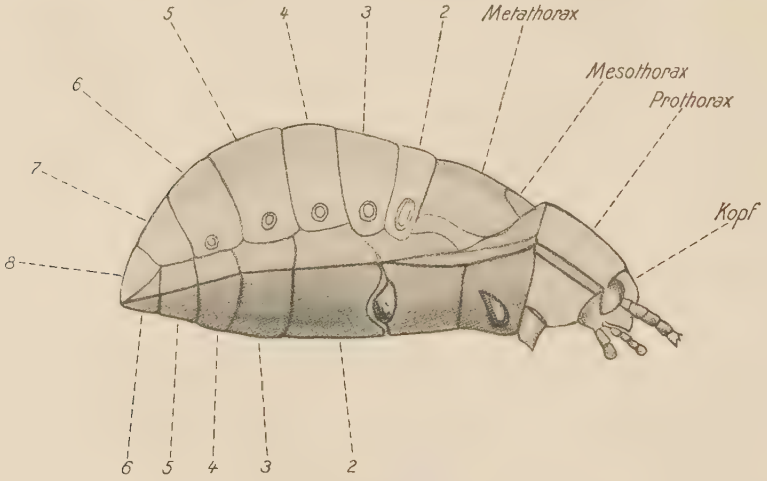
secretorischen Abschlußteil des Ductus anzusehen hat. Den Namen »Prostata« habe ich dieser Drüse im Hinblick auf ihre später zu erörternde Funktion beigelegt. Da ich sie aber nur bei *Lina populi* untersucht habe, so lasse ich die Frage offen, ob sich diese Bezeichnung für alle Gruppen anwenden lassen wird. Ich habe sie daher in meiner Arbeit stets mit » « versehen.

An der Einmündungsstelle des Samenleiters und der Anhangsdrüse zeigt sich aber nunmehr eine deutliche Grenze (Textfig. 12), sodaß wir diese beiden Organe als selbständige Teile der inneren Geschlechtsorgane anzusehen haben.

Der Copulationsapparat.

a) Letzte sichtbare Segmente.

Bevor wir uns mit dem Copulationsapparat im engeren Sinne beschäftigen, müssen wir einen Blick auf die letzten äußerlich sichtbaren



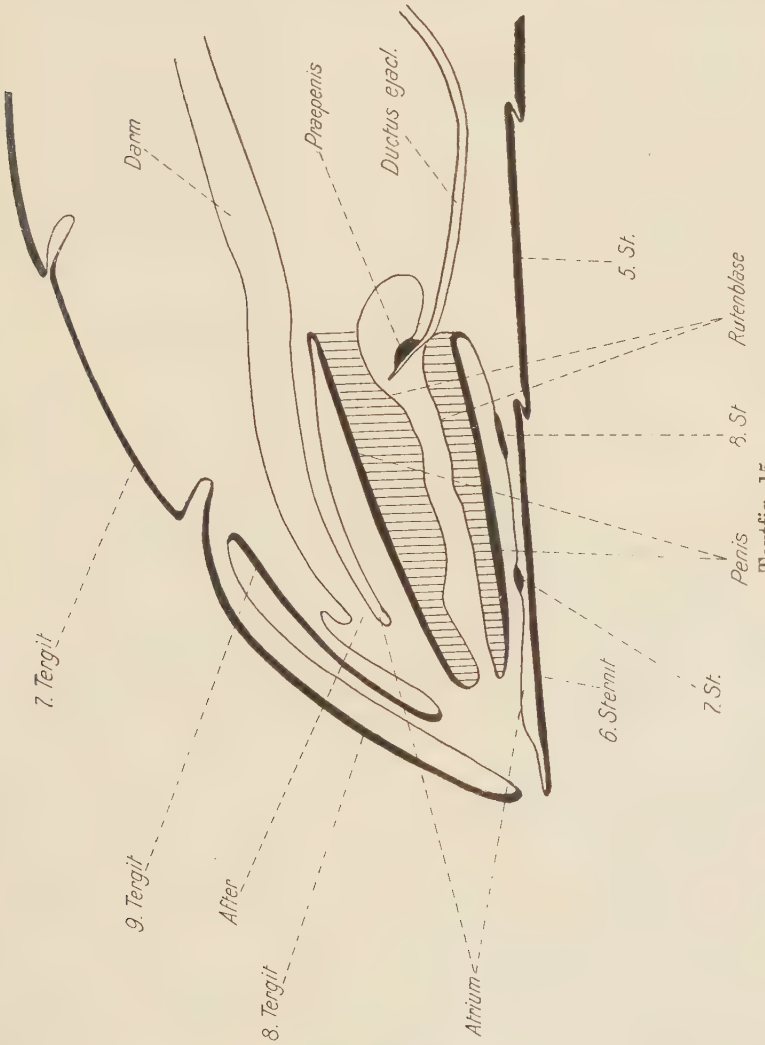
Textfig. 14.

Lina populi ♂ u. ♀: Körper der Imago nach Entfernung der Flügel und Beine, um die Lage der Tergite und Sternite zueinander zu zeigen. Vergr. 7mal.

Segmente werfen. Ich muß dabei eine Tatsache vorausschicken, auf die ich später noch näher eingehen werde[1], daß nämlich bei der Teilung der Segmente in Tergite und Sternite eine Verschiebung der beiden Halbringe gegeneinander eingetreten ist, sodaß z. B. das 4. Tergit (Dorsalplatte) über dem 2. Sternit (Ventralplatte) zu liegen kommt (Text-

[1] Dort im allgem. Teil findet man auch eine Beschreibung der ersten Abdominalsegmente.

fig. 14). Das 7. und 8. Sternit sind in das Körperinnere hineingezogen und bilden einen Teil des Copulationsapparates. Zu diesem Zweck haben sie bei den Käfern eine besondere Umwandlung erfahren, so daß man das 7. Sternit selten, das 8. überhaupt nicht als solches erkannt

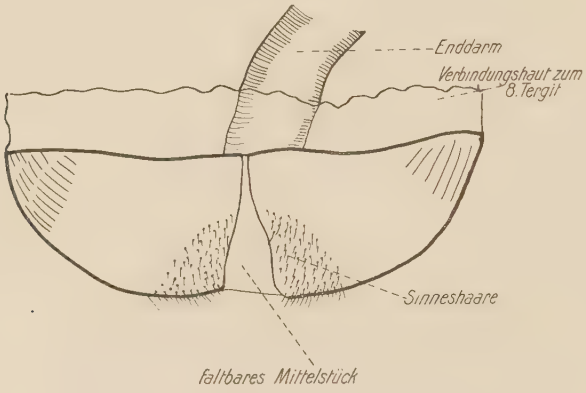


Textfig. 15.
Lina populi ♂: Schema für den Copulationsapparat (Sagittalschnitt durch d. Abdomen).

hat. (Darüber wird später Näheres gesagt werden.) Die Schlußplatten des Abdomens, das 8. Tergit und 6. Sternit berühren im Ruhezustand einander mit den Hinterrändern (Textfig. 14 und 15) und verschließen so die von ihnen eingerahmte Darm- und Geschlechtsöffnung.

Da über den Copulationsapparat von *Lina populi* speziell keine Veröffentlichungen vorliegen, die über die andern Käfergattungen aber so widersprechend sind, so würde ein Eingehen auf die bisherige Literatur an dieser Stelle das Verständnis dieses Abschnittes nur erschweren. Jedoch werde ich in dem vergleichenden morphologischen Teile dieses nachholen.

Während das 2. bis 7. Tergit mehr häutiger Natur ist, da die harten Flügeldecken auf der Rückenseite dem Körper genug Schutz gewähren, ist das 8. Tergit von größerer Festigkeit, da es beim Ausstoßen der Fäcalien und bei der Begattung unter den Flügeldecken hervortritt. Die stumpfe Spitze, in die es aboralwärts ausläuft, ist besonders verstärkt. Das gelbe Chitin, das diese Platte bildet, ist bürstenartig mit nach hinten



Textfig. 16.

Lina populi ♂: Entfaltetes neuntes Tergit. Vergr. 20mal.

gerichteten Chitinhärchen besetzt, die nur mit starker Vergrößerung auf Schnittbildern wahrzunehmen sind. Auch mit Sinneshaaren ist diese Platte versehen. In der Ruhelage verdeckt sie vollkommen das 9. Tergit, welches durch Einfaltung der Körperdecke unter das 8. Tergit geschoben ist (Textfig. 16 und 26). Bis zum 8. Tergit und 6. Sternit sind Männchen und Weibchen gleich gebaut.

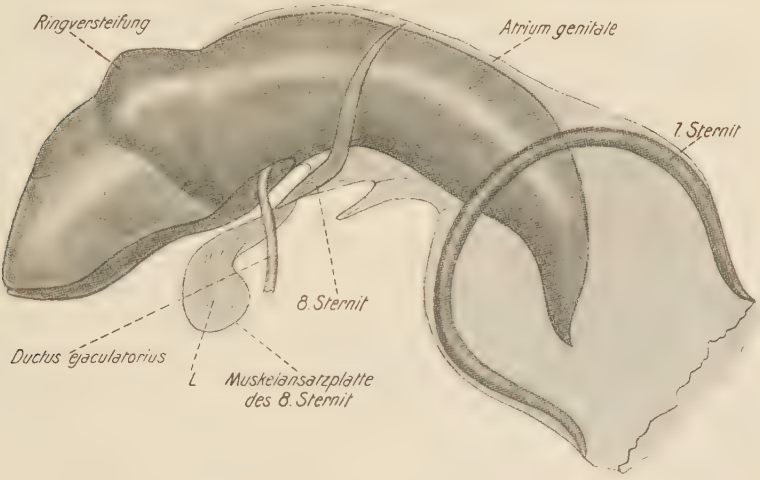
Während nun beim Weibchen das 9. Tergit eine einheitliche Platte bildet (Fig. 39 u. 45), ist es beim Männchen in zwei Hälften gespalten, die durch eine Zwischenhaut miteinander verbunden sind (Textfig. 16). In der Ruhestellung liegt die Platte so gefaltet, daß der innere Rand der rechten Hälfte über der linken liegt. Dadurch wird ein dichterer Abschluß der Kloakenöffnung erzielt (Textfig. 26). Entfaltete Kalilaugepräparate, von denen jede Spur von Muskeln entfernt ist, schnellen

wieder in die gefaltete Lage zurück, woraus man ersehen kann, daß in dem Chitin eine Spannung vorhanden sein muß, die eine automatische Faltung veranlaßt. Die beiden nach hinten und innen gerichteten Ecken der Platten sind mit Sinneshaaren besetzt (Textfig. 16).

Von der letzten sichtbaren, d. h. der 6. Ventralplatte, ist nichts weiter zu bemerken, als daß ihre Verbindungshaut zum nächsten (7.) Segment noch einen verhärteten Streifen besitzt, der sich dicht an ihren Rand anschließt. Diesen Rand habe ich bei allen von mir untersuchten Käfern gefunden. Er hat offenbar die Bedeutung, der Reibung des 8. Tergits auf der Zwischenhaut zwischen dem 6. und 7. Sternit Widerstand zu leisten.

b) Penis mit Atrium genitale und 7. und 8. Ventralplatte.

Das Atrium genitale ist eine feine durchsichtige Chitinhaut, die dorsalwärts dicht unter der Darmöffnung ansetzt, ventralwärts die Fortsetzung der am äußersten Rande versteiften Zwischenhaut der 6. Ventralplatte bildet (Textfig. 15). Sie umhüllt schlauchartig den ganzen



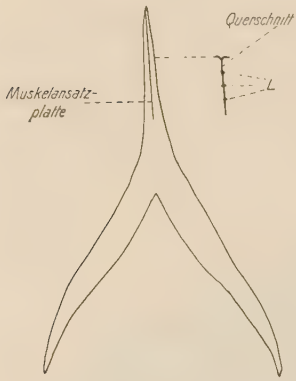
Textfig. 17.

Lina populi ♂: Chitinskelett des Copulationsapparates. Vergr. 20mal.

Penis und ist auf der Grenze zwischen dem oralen und mittleren Abschnitt mit ihm verwachsen (Textfig. 17 und 19), an der Stelle, wo der große Ringmuskel beginnt. Bei dem Präparat, nach dem Textfig. 17 und 19 gezeichnet ist, sind die Muskeln durch Kochen in Kalilauge entfernt, um den Bau des Chitinskeletes zu zeigen. Auf der Ventralseite ist in dem Atrium ein Chitinbogen eingelagert, die 7. Ventralplatte. Sie ist un-

gefähr halbkreisförmig, die Ecken leicht leierförmig nach außen gebogen (Textfig. 2, 17 u. 26). Im Querschnitt ist sie ungefähr kreisrund mit einer dorsalen Abflachung (Taf. I), an deren beiden Seiten das Atrium sich ansetzt. Vom 7. Sternit verläuft die Atriumwand ventralwärts zum 8. Sternit, ist also in dieser Strecke als Gelenkhaut zwischen dem 7. und 8. Sternit anzusehen.

Von unten her betrachtet, hat das 8. Sternit eine dreizipflige Gestalt (Textfig. 18). Die beiden aboralwärts gerichteten Zipfel laufen spitz aus und umringen kreisförmig den Penis von unten her, so daß sie beinahe auf der Oberseite einander berühren (Textfig. 17). Der dritte oralwärts gerichtete Zipfel ist mit einer Platte versehen, die senkrecht auf ihm steht und als Ansatzstelle für den großen Ringmuskel dient. Zu diesem Zwecke ist sie mit drei flachen Leisten versehen (Textfig. 17 u. 18, *L*). Die beiden halbringförmigen Seitenarme der Platte sind um ihre Längsachse etwas gedreht, damit sie beim Umgreifen des Penis diesem mit der Fläche anliegen können (Textfig. 17). Von der Seite gesehen, bilden sie mit dem Oralzipfel daher einen stumpfen Winkel. Auf der Unterseite des Penis ist das 8. Sternit direkt mit dem Penis durch eine kurze und dicke Gelenkhaut verbunden (Taf. I), auf der Oberseite jedoch ist das Atrium eine längere Strecke noch als dünne Zwischenhaut ausgedehnt, ehe es am Penis ansitzt (Textfig. 17 und Taf. I).

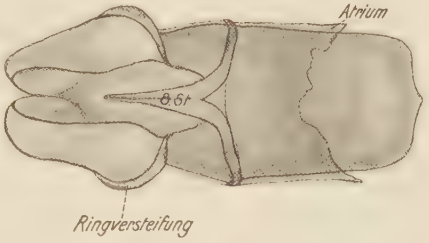


Textfig. 18.
Lina populi ♂: Achtes Sternit. Vergr. 20mal.

An dieser Stelle ist in sie noch eine Ringversteifung eingelagert, von der später gesprochen wird (Textfig. 17 und Taf. I).

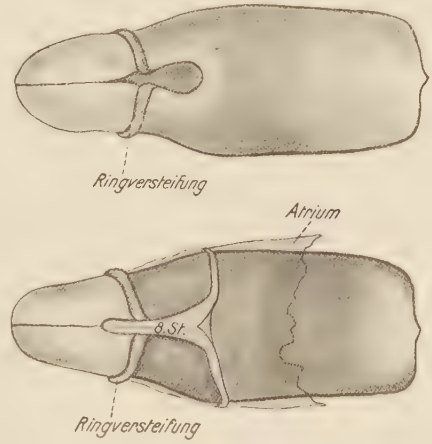
Der Penis besteht aus einer harten chitinigen Röhre, die ungefähr in der Mitte fast in einem rechten Winkel nach unten gebogen ist (Textfig. 17). In der Größe des Winkels finden sich kleine individuelle Unterschiede, wie schon aus dem Vergleich der Textfig. 17 mit Taf. I zu ersehen ist. Die Spitze ist noch einmal nach unten abgebogen, ihr äußerstes Ende zeigt jedoch wieder eine kleine Krümmung nach oben. Von der Seite betrachtet (Textfig. 17) ist der Penis in der Mitte ungefähr 1,00 mm breit und verjüngt sich aboralwärts zu einer Spitze. Oralwärts nimmt er erst noch ein wenig an Stärke zu und rundet sich am Ende ellipsoidisch ab. Von oben oder unten betrachtet ist der Penis mehr gleichmäßig breit (Textfig. 19 und 20). Die größte Breite zeigt er in der Mitte,

wo er von dem 8. Sternit umringt wird. Aboralwärts rundet er sich ab; nur das äußerste Ende spitzt sich zu. Der orale Abschnitt zeigt einen senkrechten Spalt, der auf der Unterseite tiefer ist als auf der Oberseite (Textfig. 19). Durch diesen Spalt wird der Penis in zwei symmetrische Hälften geteilt, und verschiedene Autoren haben sich veranlaßt gesehen, diesem zweiteiligen Stück einen diesbezüglichen Namen zu geben, je nach der Form, die die Objekte besaßen, welche die Autoren gerade vor sich hatten. So nennt Lindemann (1875) bei den Borkenkäfern die beiden Hälften: »Penisfüßchen«, Verhoeff (1896) bei derselben Gruppe: »Femora« und bei den Coccinelliden (1895, 7): »Basalplatten«. Ich halte derartige Bezeichnungen für bedenklich, da dem vergleichenden Anatomen das Gewirr von Spezialbezeichnungen ganz außerordentlich die Arbeit erschwert. Bei vielen Käfergruppen zeigt der Penis überhaupt diese Form nicht. Es genügt daher vollkommen, zu sagen: »Das Oralstück des Penis ist senkrecht gespalten«. Die beiden Hälften sind hohl, und ihre Ränder passen genau aufeinander, wie aus Textfig. 20 zu ersehen ist. Zur Versteifung und zum Ansatz von Muskeln verläuft um das Oralstück ein dicker, unten nicht ganz geschlossener Chitinring, der in der Aufsicht beinahe schwarz aussieht (Textfig. 17, Taf. I). Streift man bei einem Kalilaugenpräparat das Atrium genitale oralwärts über den Penis hinweg, so gelingt es mitunter, die Ringversteifung mit abzuziehen. Wir sehen also daran, daß der Wulst eigentlich eine Verstärkung des Atriums ist. Die Atrialwand setzt



Textfig. 19.

Lina populi ♂: Penis von der Unterseite gesehen, der Spalt des oralen Teiles klaffend. Vergr. 16mal.

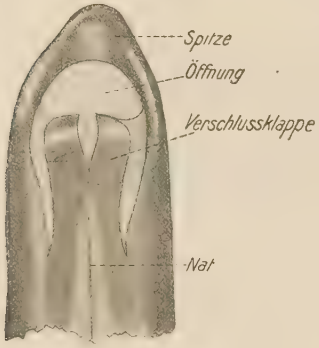


Textfig. 20 *A* und *B*.

Lina populi ♂: Penis von der Unterseite gesehen, der Spalt des oralen Teiles geschlossen. Bei *A* ist das achte Sternit abpräpariert. Vergr. 16mal.

sich demnach bis zum äußersten Oralende fort und geht dann direkt in den Penis über.

Die Spitze des Penis ist mit zahlreichen Sinneskörpern versehen, denen keine Haare aufsitzen (Taf. I). Auf die weitere Beschaffenheit dieser Organe will ich nicht näher eingehen und verweise daher auf die Arbeit von Hochreuther (1912) über die »Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis* L.«. Dort sind auch die Sinnesorgane des Penis beschrieben, die im großen und ganzen dieselben Verhältnisse zeigen, wie bei unserm Käfer.



Textfig. 21.

Lina populi ♂: Penisspitze von der Oberseite gesehen. Vergr. 27mal.

Über der Penisspitze liegt die Öffnung.

Diese ist mit einer besonderen Verschlußklappe versehen (Textfig. 21), die dadurch entsteht, daß die Chitinwand des Penis von der Öffnung her rechts und links geschlitzt ist, so daß eine Zunge stehen bleibt. Diese ist wieder in der Mitte gespalten, und ihre beiden Zipfel schlagen sich nach innen ein und berühren die gegenüberliegende Seite des Penis, sodaß auf diese Weise ein Abschluß erreicht wird (Taf. I). Zwischen beiden Zipfeln spannt sich eine Zwischenhaut, die sich ins Innere des Penis fortsetzt.

c) Rutenblase mit Praepenis.

Der Penis ist ausgekleidet mit einem sackartigen Gebilde, dessen Rand sich unmittelbar an die Penisöffnung anschließt und das in zahlreichen Falten liegt (Taf. I und Textfig. 22): die Rutenblase. Bereits Suckow (1828) kennt sie, aber nur soweit, als sie mit ihrem spitzen Ende aus dem Penis herausragt[1]. Er bezeichnet die Blase als Rute, den Penis als »knöcherne Kapsel«. 1837 gelangte v. Siebold durch einen Irrtum zur Aufstellung des terminus: »Rutenblase«. Er fand beim Maikäfer in dem befruchteten Weibchen die Spermatophore und glaubte in ihr die abgerissene Rute des Männchens zu sehen. Er sagt darüber: »Die Art und Weise, wie die männlichen Zeugungsteile in die weiblichen eingestülpt werden, läßt ein Herausziehen der unversehrten

[1] Z. B. auch bei *Clytra* (Textfig. 51).

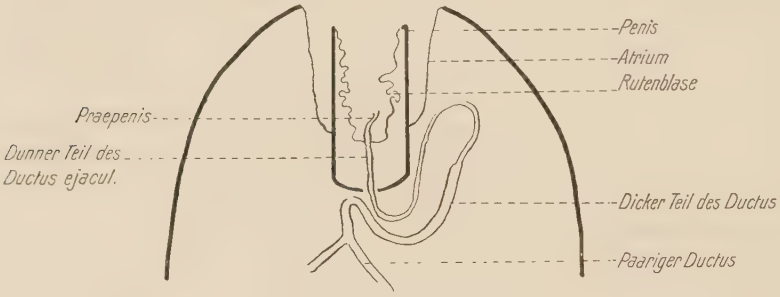
Rute durchaus nicht zu. Es wird nämlich, nachdem die hornige Rutenkapsel des männlichen Maikäfers in die Vagina eingedrungen ist, die in jener Kapsel verborgen liegende häutige Blase (eigentliche Rute) so in die Bursa copulatrix eingestülpt, daß die äußere Wand dieser blasenartigen Rute die innere Fläche der Begattungstasche genau an allen Stellen berührt. Dieser blasenartige Körper ist es nun, welcher vom Männchen nach vollendetem Coitus abreißt und in der Begattungstasche des Weibchens zurückbleibt. — Unmöglich kann das Männchen die so stark ausgedehnte Rutenblase aus der engen Mündung der Bursa copulatrix wieder herausziehen. Die Wände der Blase sind überdies sehr dünn, daß ein Zerreißen derselben leicht möglich wird.« Die erste richtige Beschreibung der Rutenblase gibt uns Stein (1847) in seiner Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane. Dort sagt er (S. 87): »Ich empfehle besonders die kleinen Laufkäfer und Staphylinen, ferner die Cassiden, Aphodien, Chrysomelen und selbst die größeren Silphen. Doch darf man nicht jeden beliebigen Käfer wählen, da bei vielen die Rutenblase ganz fehlt, wie z. B. bei den Elateren, Hydrocanthariden und Hydrophiliden. Bei den zuerst genannten Käfern bilden die häutigen Wandungen der ausgestülpten Rutenblase die unmittelbare Fortsetzung der hornigen Wandungen der Rutenkapsel[1], die Rutenblase ist an ihrem freien Ende zugerundet, aber nicht geschlossen, sondern in der Mitte geöffnet. Der Rand dieser Öffnung ist bisweilen noch besonders ausgestaltet, z. B. bei *Cassida equestris*, wo auf der Öffnung ein kurzer horniger Trichter aufgesetzt ist. Die eingezogenen Ränder der Öffnung gehen unmittelbar in die Epithelialhaut des Samenausführungsganges über[2]. Der größere Teil des letzteren liegt in der Bauchhöhle, das hintere Ende aber tritt in die Rutenkapsel ein und durchläuft die ganze Achse derselben und die Rutenblase, um am Orificium der Rutenblase in die Wandungen derselben überzugehen. Wird die Rutenblase in die Rutenkapsel zurückgezogen, so rückt der Samenausführungsgang weiter in die Leibeshöhle zurück, während das hinterste Ende der Rutenblase in den vorderen Teil der Rutenkapsel oder auch selbst noch in die Leibeshöhle zu liegen kommt. Wo die Rutenblase fehlt, da gehen die Wandungen des Samenausführungsganges unmittelbar in den Hinterrand der Rutenkapsel über. An die innere Wand der Rutenblase setzen sich zahlreiche Muskeln an, die von der inneren Wand der Rutenkapsel entspringen und die dazu dienen, die ausgestülpte Rutenblase

[1] Rutenkapsel nennt Stein in Anlehnung an v. Siebold das, was im folgenden als Penis bezeichnet wird.

[2] Vgl. zu diesem und dem folgenden Textfig. 22 u. 23 u. Taf. I.

wieder in die Rutenkapsel zurückzuziehen. Die äußere Fläche der Rutenblase ist stets mit dichtgedrängt stehenden Stachelborsten oder mit abgerundeten Schuppen, oder andern Bewaffnungen besetzt, wie sie an allen Epithelialhäuten so gewöhnlich vorkommen.«

Leider hat Steins Arbeit nicht immer die Beachtung gefunden, die sie verdient; sonst hätte Verhoeff (1893,9) — S. 143 — nicht vom Ductus ejaculatorius der Chrysomeliden schreiben können: »Er bleibt im Penis und liegt in demselben fest, wobei er an dessen Spitze, oder über, oder unter demselben münden kann.« Auch J. Weise (1894,12) — S. 155 —, der ihn auf diesen Irrtum aufmerksam macht, weist nicht auf diese Beschreibung Steins hin. In einem späteren Aufsatze (1895,6), in dem Verhoeff die Anregungen Weises verwendet, gibt er nunmehr eine schematische Skizze, die das Herausstülpen des »Ductus« (den wir in dieser entwickelten Form mit v. Siebold und Stein als »Rutenblase« bezeichnen) veranschaulichen soll. Diesen erweiterten Ductus nennt



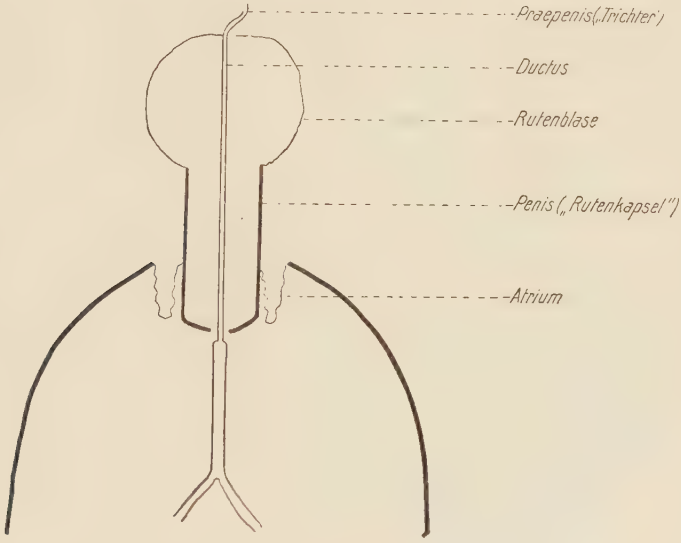
Textfig. 22.

Lina populi ♂: Schema für den Penis in der Ruhelage.

Verhoeff »Präputium«, obwohl bereits 1832 Burmeister diesen Namen für das Atrium genitale eingeführt hat[1]. In der in demselben Jahre erschienenen Arbeit über das Abdomen der Coccinelliden bezeichnet er die Rutenblase als »Präputialsack«, dem er speziell wieder bei den Coccinelliden den Namen Siphonalhaut beilegt (1895, 7). In den Arbeiten von Boas (1893) und Blunk (1912) finden wir die Rutenblase vom Maikäfer und Gelbrand beschrieben, bei ersterem unter der Bezeichnung: vésicule de la verge, in der zweiten unter dem Namen »Deckapparat«. Da sowohl *Melolontha* wie *Dytiscus* bei der Begattung Spermatophoren absetzen, so hat die Rutenblase bei diesen Tieren ihre

[1] Um weiteren Mißverständnissen vorzubeugen, habe ich diese Bezeichnung nicht beibehalten können und habe daher den Namen »Atrium genitale« verwendet.

besondere Ausbildung erfahren, von deren Beschreibung wir hier absehen müssen. Die beste Darstellung, auf die wir zurückgreifen können, ist mithin die von Stein. Sie zeichnet richtig den Normaltypus, und ich brauche daher für unser Tier nur die Besonderheiten hervorzuheben. Wie auf dem schematisierten Querschnitt durch den Penis (Textfig. 25) ersichtlich, liegt die Rutenblase in zahlreichen Falten, die ungefähr bilateral symmetrisch angeordnet sind. Aus diesen Schnittbildern die Gestalt der prallen Blase zu rekonstruieren, erwies sich als unmöglich. Aus dem

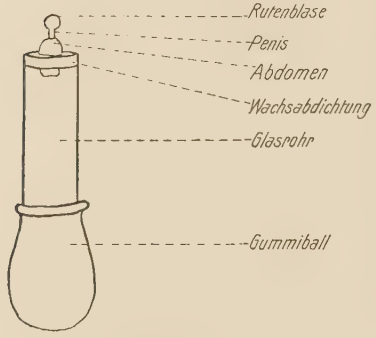


Textfig. 23.

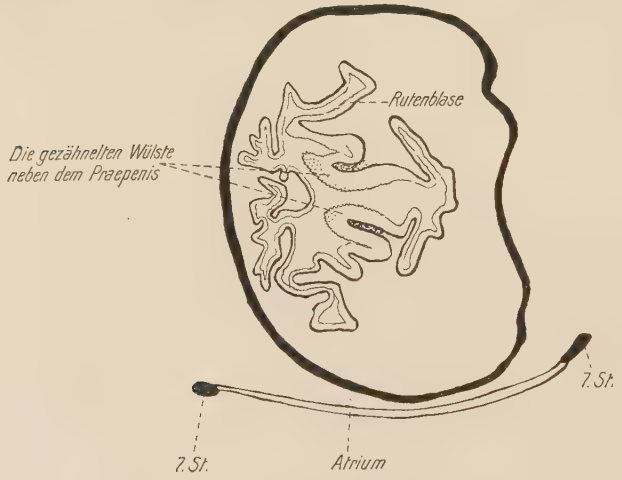
Lina populi ♂: Schema für den erigierten Penis mit entfalteter Rutenblase.

Längsschnitt (Taf. I) ist nur soviel zu ersehen, daß die untere Partie faltenreicher liegt als die obere; die ausgestülpte Rutenblase sich daher nach der oberen Seite zu wölben wird. Um nun die genaue Gestalt der Blase feststellen zu können, versuchte ich, die Tiere während der Copula abzutöten, sodaß die ausgestülpte Rutenblase ihren Zustand beibehielt. Dies glückte mir jedoch für diese Versuche nie. Bei Übergießen mit kochendem Sublimatalkohol ließen die Käfer augenblicklich los. Bei Einwirkung von Blausäuredämpfen blieben zwar die Tiere meist aufeinander sitzen, die Rutenblase wurde aber in das Innere des Penis zurückgezogen, wie sich hinterher herausstellte, auch wenn der Penis selbst in der Scheide des Weibchens blieb. Auch beim Herauspräparieren der Blase ließ sich ihre Gestalt nicht feststellen. Da nun allgemein angenommen wird, daß bei der Copula der Blutdruck zum

Ausstoßen des Penis beiträgt, suchte ich diesen auf mechanischem Wege zu erhöhen. Ich trennte zu diesem Zwecke von einem betäubten Tiere den Kopf ab und befestigte es mit Wachs so in einem Glasröhrchen, daß das Abdomen aus der Öffnung herausragte. Am andern Ende der Öffnung wurde ein Gummiball angebracht (Textfig. 24). Durch Komprimieren des Balles drückte die Luft auf das Blut, und dieses trieb wiederum den Penis aus dem Atrium heraus und entfaltete die Rutenblase zu ihrer vollen Gestalt. Dieser Versuch gelingt jedoch nur, wenn der Körper ganz luftdicht in dem Röhrchen eingeschlossen ist. Die Einrichtung bietet den Vorteil, daß man durch Nachlassen des Druckes die Rutenblase und den Penis wieder zurücktreten lassen und den ganzen Vorgang beliebig oft wiederholen kann. Da es aber sehr selten gelingt, einen wirklich luftdichten Abschluß herzustellen, so bediente ich mich später des einfacheren Verfahrens. Ich schob von einem betäubten Tiere die Flügel beiseite und drückte leicht mit zwei Fingern rechts und links auf die Rückenseite und konnte so nach einiger Übung dieselbe

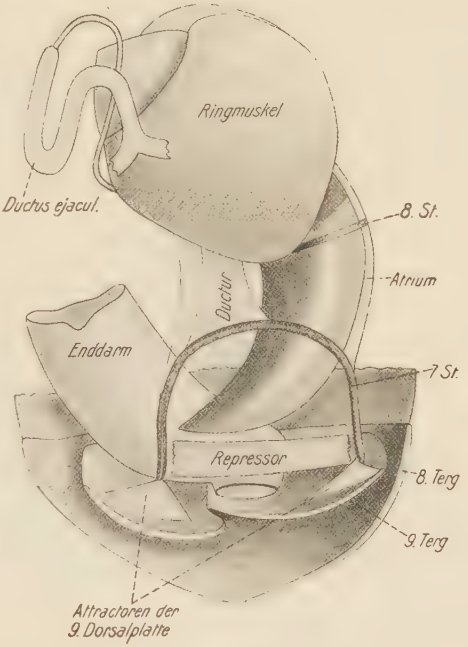


Textfig. 24.
Apparat zur künstlichen Erhöhung des Blutdruckes.



Textfig. 25.
Lina populi ♂: Querschnitt durch den Penis. Vergr. 67mal.

Wirkung erzielen. Um die Rutenblase in der gewünschten Lage zu fixieren, umwickelte ich das Abdomen mit einem Streifen von knetbarem Wachs, eine Vorrichtung, die oft länger als 1 Stunde wirksam blieb. Freilich glückte auch dies Verfahren erst nach sehr vielen vergeblichen und zeitraubenden Versuchen. Man hat dabei besonders darauf zu achten, daß der Käfer nicht äußerlich beschädigt wird, auch nicht an Flügeln oder Beinen, da das Blut beim Druck aus der kleinsten Öffnung herausquillt. Doch gelang es mir noch z. B. bei abgerissener Tarse, die Wunde durch Ausbrennen mit einer glühenden Nadel zu schließen. Zur Narkose der Tiere verwandte ich Äther oder Chloroform. Der Vorgang, den ich bei dieser Technik beobachten konnte, war folgender: Zuerst erschien die Penisspitze, und dann schob sich der ganze Penis aus dem Atrium, die Spitze im Bogen nach unten und vorn wendend. War der Penis in seiner ganzen Länge herausgetreten, dann hob sich die Verschlußplatte von der Penisöffnung, und die Blase quoll hervor und entfaltete sich zu ihrer charakteristischen Gestalt, die uns die Textfig. 27 veranschaulicht. Sie wölbt sich über die Oberseite des Penis hinaus und hat verschiedene Zipfel und Ausbuchtungen. Das Heraustreten des Penis und der Rutenblase sollen die schematischen Textfig. 22 und 23 erläutern.

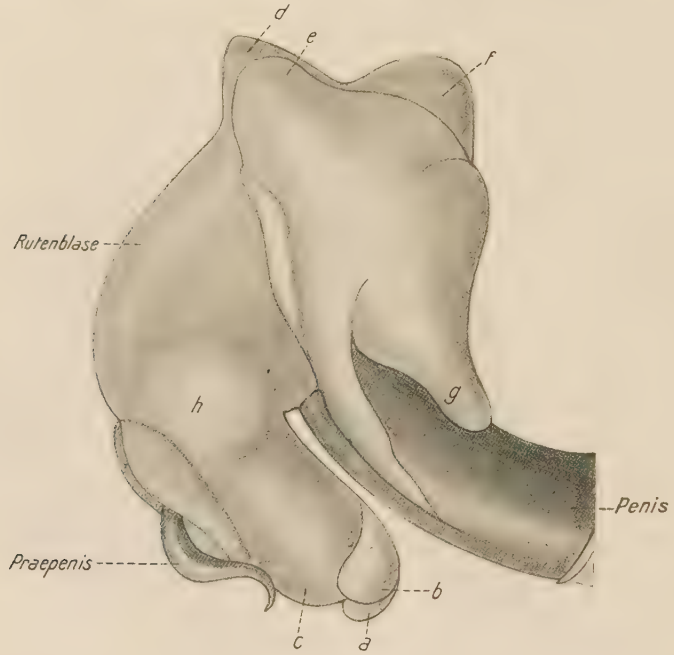


Textfig. 26.

Lina populi ♂: Penis mit letzten Abdominalplatten von der Ventralseite gesehen. (Die Segmenthäute sind entfernt.) Vergr. 16mal.

Im Grunde der nicht ausgestülpten Blase ist ein S-förmiges Chitinstück angebracht, dessen breite Basis ein Stück der Wand selbst bildet, während die Spitze hakenförmig frei in das Lumen hineinragt (Taf. I). Dieser Haken aber ist durchbohrt und bildet das Mundstück des Ductus ejaculatorius, der an seiner Basis in das Chitinstück eindringt. Es ist

mit dem Stück identisch, das Stein bei *Cassida equestris* als trichterförmigen Aufsatz bezeichnet, Lindemann (1875) bei den Scolitiden als Penisrinne und Verhoeff (1895) bei den Coccinelliden als Sipho, — Kerschner (1913) neuerdings gar als Penis. (Wie ich später noch erörtern muß, beruht dies auf einer Mißdeutung der erschienenen Literatur.) Da ich dies Organ bei allen von mir untersuchten Käfern konstatieren konnte, die keine Spermatophoren bilden, aber auch nur bei sol-



Textfig. 27.

Lina populi ♂: Aboraler Teil des Penis mit ausgestülpter Rutenblase. Vergr. 20mal.

chen, und zwar immer an dem äußersten Ende des Copulationsapparates, so habe ich es als Präpenis bezeichnet.

Der Präpenis sitzt auf der ausgestülpten Rutenblase zwischen zwei Wülsten, deren Stachelbekleidung besonders kräftig entwickelt ist, so daß sie schon bei schwächerer Vergrößerung wahrzunehmen ist (Textfig. 25 und 27). Die Zähnchen, die die übrige Blasenwandung bekleiden, sind bedeutend kleiner, und ihre mehr oder weniger feinen Spitzen sind im erigierten Zustande der Blase oralwärts gerichtet, so daß sie während der Copula als Widerhaken dienen können.

Auf Taf. I lassen sich bei der Doppelfärbung: Hämatoxylin, Orange G, verschiedene Arten des Chitins unterscheiden, deren Verteilung hier geschildert werden soll, da auch sie mit zum Verständnis des Apparates beitragen. Wir haben da zu unterscheiden:

1. Chitin mit eigener Farbe vom hellen Gelb bis zum Braun;
2. Chitin, das sich bei unsrer Färbung mit Hämatoxylin blau färbt, und das ich hier der Kürze halber als blaues Chitin bezeichnen will;
3. Chitin, das mit sauren Anilinfarben tingiert, auf unserem Schnitt also mit Orange G, das ich kurz Acido-Chitin benennen will.

Das Chitin mit Eigenfärbung zeigt sich da, wo eine große Festigkeit und Elastizität verlangt wird. Wegen seiner Festigkeit genügt oft schon eine ganz dünne Schicht, so an der Wandung der Penisunterseite. In der Nähe der Spitze kann man zwei Schichten unterscheiden: unter der dünnen sattgelben Schicht beginnt eine hellere, die in der Spitze eine ziemliche Stärke erreicht, da dieser Teil eine besondere Festigkeit haben muß. Wir finden die beiden Schichten an der Spitze von den Sinnesorganen durchbohrt. Diese Zweischichtung finden wir auch auf der Oberseite. Wir können sie verfolgen bis zum Ringwulst. Dort hört die dunklere Außenschicht auf, und nur die hellere setzt sich unter dem Ringwulst fort. Das Chitin dieses Wulstes hat eine gelbe Färbung. Nur die Breitseite, die dem Penis zugekehrt ist, ist dunkelbraun. Aus gelbem Chitin besteht ferner der Präpenis mit Ausnahme der Spitze, die 7. und die 8. Ventralplatte.

Die mit Hämatoxylin färbbare Art scheint dem Chitin mit Eigenfärbung nahe verwandt, da wir stets Übergänge wahrnehmen können[1]. Wir finden aus ihm bestehend das orale Ende des Penis, eine Schicht unter der Penisverschlußklappe und die Spitze des Präpenis, ferner die Wandungen des Ductus ejaculatorius.

Das Acido-Chitin setzt sich deutlich von dem gelben und blauen Chitin ab. Wir haben bei ihm einen einheitlichen Farbton, der sich gleichmäßig über die Schicht verteilt. Aus ihm bestehen die Wandungen der Rutenblase und das Atrium genitale.

Wenn wir die drei Arten auf ihre Stabilität hin miteinander vergleichen, wie dies an den einzelnen Teilen eines Kalilaugepräparates

[1] Auf Schnitten durch den Kaumagen von *Dytiscus* konnte ich feststellen, daß sich zwischen den Chitinmutterzellen und dem gelben Chitin eine homogene blaue Chitinschicht befand. Wir haben in dem blauen Chitin also anscheinend eine unausgereifte Form des gelben vor uns.

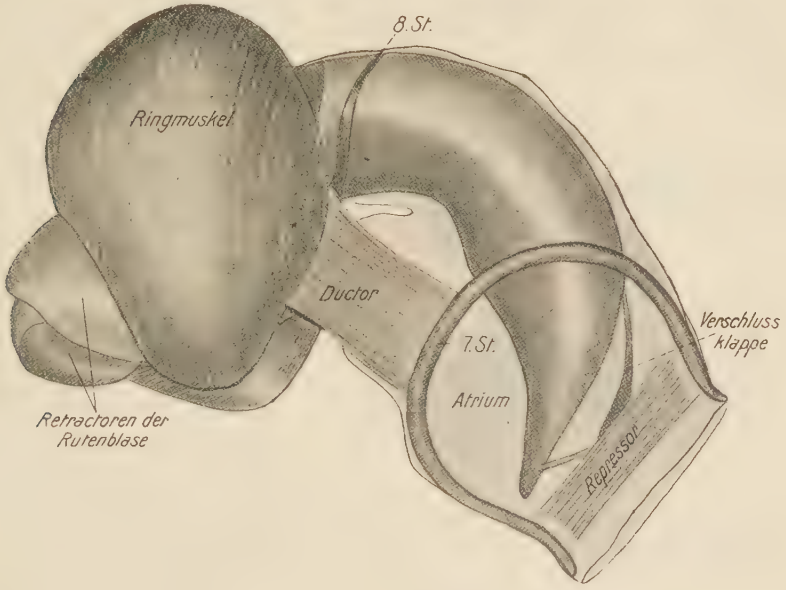
leicht möglich ist, so finden wir, daß das blaue Chitin elastisch ist, aber weicher wie das gelbe; während das Acido-Chitin nur geringe Elastizität aufweist, sondern weich und faltbar ist, auch wenn es, wie in der Rutenblase, eine ziemliche Dicke aufweist. Die verschiedenen Farbtöne des Chitins mit Eigenfärbung zeigen einen verschiedenen Härtegrad an: Je dunkler das Chitin, desto fester und spröder, je heller, desto weicher und elastischer. Die dunklere Schicht finden wir auf der Außenfläche, die hellere nach innen zu. Auch beim Ringwulst finden wir dies Prinzip durchgeführt, wenn wir uns vorstellen, daß er dem Atrium angehört, die Außenseite also die dem Penis zugekehrte ist.

Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion.

In der Muskulatur des männlichen Copulationsapparates zeigt sich bei verschiedenen Gattungen eine so große Verschiedenheit, daß ich darauf verzichten muß, Homologien mit den andern Gruppen festzustellen und die Nomenklatur von andern beschriebenen Arten (*Melolonta* — Boas 1892 —, *Dytiscus* — Demandt 1912— und *Coccinella* — Verhoeff 1895 —) zu übernehmen. Gelingt es, Muskeln als morphologisch homolog aufzuweisen, so hat sich zum Teil die Funktion verschoben; und analoge Funktionen werden zum Teil von andern Muskeln ausgeführt. Die Nomenklatur, die ich für die Muskeln bringe, macht daher keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit, sondern dient nur unsrer Beschreibung.

Wir betrachten zuerst die Muskeln im Innern des Penis, die Retractoren der Rutenblase (Taf. I). Diese sind einerseits an der Rutenblase befestigt, anderseits am oralen Ende des Penis und dienen dazu, die Rutenblase nach beendeter Begattung ins Innere des Penis zurückzuziehen. Sie zerfallen in sechs Bündel, die wieder zu Paaren angeordnet sind (Textfig. 32). Wir wollen die Paare mit I, II und III bezeichnen. I und II verlaufen von der Wandung der Rutenblase bis zur Innenwand des Oralstückes (Taf. I). Paar III tritt jedoch aus dem Penisspalt heraus und verläuft zwischen Peniswand und dem schon oben kurz erwähnten Ringmuskel außen um das orale Ende dorsalwärts herum und setzt sich an den Ringwulst an (Textfig. 32, 33). Am äußersten Oralende, das vom Ringmuskel nicht mehr bedeckt ist, wird es auf Textfig. 28 frei sichtbar, wie es aus der Spaltöffnung heraustritt und zur Oberseite des Penis herumläuft (s. auch Textfig. 33). Diese Verlängerung der Muskelfasern dient offenbar dazu, ihre Dehnbarkeit zu erhöhen, die beim Ausstülpen der Blase ja sehr in Anspruch genommen werden muß. Die Blasenpartie unter dem Präpenis ist frei von Muskeln (Taf. I).

Das Austreiben der Rutenblase bewerkstelligt, wie schon oben erwähnt, der erhöhte Blutdruck. Dieser wird bekanntlich durch die Kontraktion der Longitudinal- und Transversalmuskeln des Abdomens erzeugt. Da nun eine Copula viele Stunden dauern kann, so würde der ununterbrochen starke Blutdruck eine Stockung der übrigen Körperfunktionen hervorrufen, zumal die Abdominalmuskulatur auch die Atembewegung auszuführen hat, wenn nicht ein Muskel vorhanden wäre, der die in den Penis eingetretene Leibesflüssigkeit zurück-



Textfig. 28.

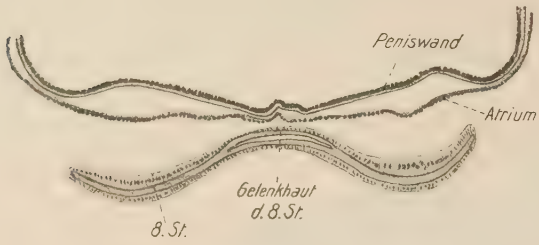
Lina populi ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. Vergr. 20mal.

hielte. Diese Funktion hat, wie ich zeigen möchte, der große Ringmuskel (Textfig. 28), den wir schon eingangs erwähnt haben.

Es ist bemerkenswert, daß diesen Muskel schon Suckow (1828) gesehen und seine Funktion richtig erkannt, oder vielmehr geahnt hat. S. 251 sagt er: »Der hintere Teil (des Penis) zeigt eine bedeutende Anschwellung, die öfters durch eine Furche zweiteilig wird, und deutet den Bulbus cavernosus höherer Tiere in seinen ersten Umrissen an.«

Dieser Muskel besteht aus zwei Hälften, von denen jede vom Ringwulst ausgehend im Bogen um das orale Ende herumläuft und am oralen Ansatz des 8. Sternit befestigt ist. Wie aus Textfig. 33 zu ersehen, ist er nicht ganz symmetrisch gebaut. Auf der rechten Seite ist er an der gan-

zen Breitseite der Ansatzplatte befestigt, links nur an der oberen — d. h. der dem Penis zugekehrten — Hälfte. Durch seine Kontraktion werden die beiden Seitenhälften des Oralstückes gegeneinander gepreßt; Textfig. 19 u. 20 veranschaulichen uns dies. Bei Textfig. 19 klaffen die Ränder der beiden Hälften des Oralstückes auseinander. Es ist die Ruhelage des Penis, die auch auf Textfig. 33 ersichtlich. Textfig. 20 *A* zeigt den Penis mit abpräpariertem 8. Sternit, um zu veranschaulichen, wie die Ränder genau aufeinander passen. Es bleibt nur eine längliche Öffnung frei, durch die der Ductus ejaculatorius in das Innere des Penis eindringt. Auf diese Öffnung paßt genau das 8. Sternit (Textfig. 20B). Bei Kontraktion des Ringmuskels werden nicht nur die Ränder der beiden Hälften aufeinander gedrückt, sondern auch das 8. Sternit auf die Öffnung gepreßt, sodaß der Penis dann einen allseitig geschlossenen Hohlkörper bildet. Daß tatsächlich ein solcher Verschluß zustande kommt, zeigen die vier Querschnitte (Textfig. 29 bis 32). Textfig. 29 zeigt den Penis aboralwärts des Spaltes. Weiter vorn (Textfig. 30) tritt die winklig gebogene Platte in die Spalt-

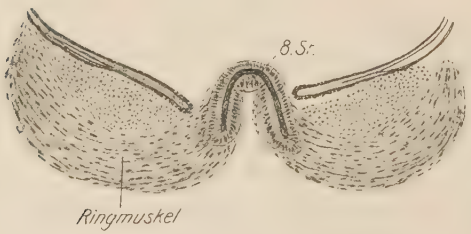


Textfig. 29.

Lina populi ♂: Frischgeschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Unterseite des Penis und des achten Sternits aboralwärts des Spaltes. Vergr. 47mal.

Textfig. 30.

Lina populi ♂: Frischgeschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Spaltöffnung des Penis und das achte Sternit. Vergr. 47mal.

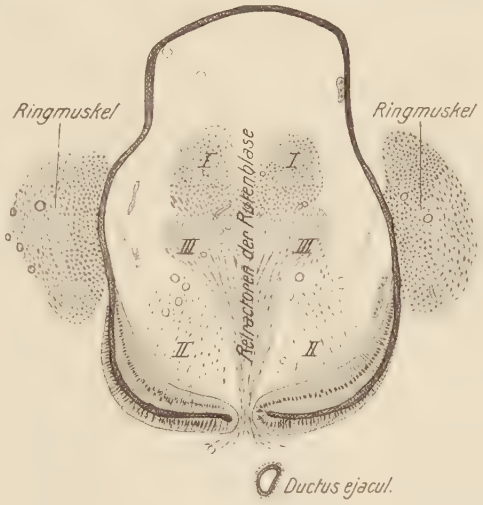


Textfig. 31.

Lina populi ♂: Frisch geschlüpftes Tier: Querschnitt durch die Spaltöffnung und das achte Sternit, etwas weiter oralwärts, als bei Fig. 30. Vergr. 47mal.

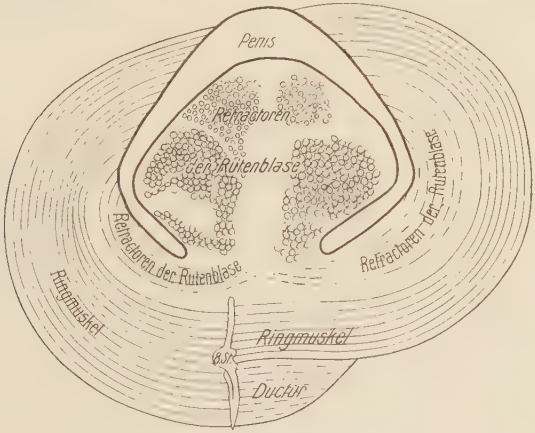
öffnung. Bei Textfig. 31 ist der Winkel der 8. Platte noch spitzer infolge des schmaleren Spaltes; und weiter oralwärts bei Textfig. 32 treffen die Spaltränder einander. (Die Schnitte stammen von einem frisch geschlüpften Exemplar; das Chitin ist noch schwach entwickelt, dafür zeigen die Mutterzellen zum Teil noch eine außerordentliche Länge.)

Ein dritter Muskel, der Ductor penis, verbindet das 8. Sternit mit dem 7. (Textfig. 2, 26, 28.) Da nun das 8. Sternit durch die Gelenkhaut und den Ringmuskel innig mit dem Penis verwachsen ist, so wird durch Kontraktion des Ductors der Penis



Textfig. 32.

Lina populi ♂: Frisch geschlüpftes Tier: Querschnitt durch den Penis oralwärts des achten Sternits. Vergr. 47mal.



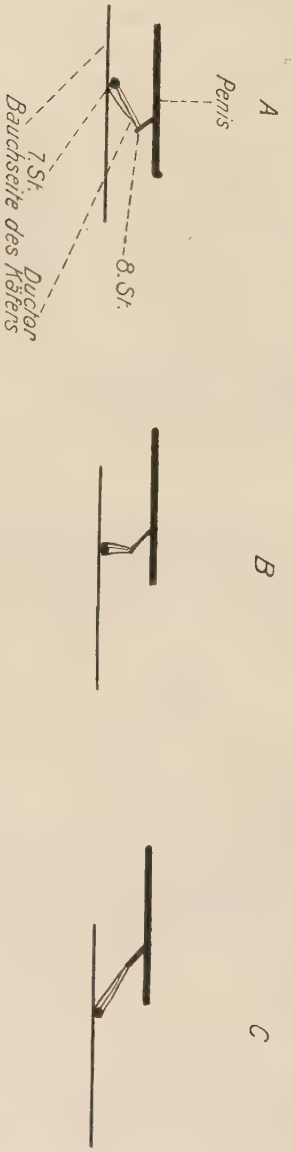
Textfig. 33.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch den Penis mit achtem Sternit und Muskulatur. Vergr. 30mal.

aboralwärts gezogen, bis sich das 7. und 8. Sternit einander so weit genähert haben, daß für den Muskel der »tote Punkt«[1] erreicht ist und

[1] S. unten.

die Penisspitze eben in der Öffnung des Atriums erschienen ist. Diese geringe Rückwärtsbewegung des Penis stellt die eine Funktion des Ductors dar. Da nun ferner der Penis in der Ruhelage auf der Seite liegt, so befindet sich die orale Ansatzstelle des Muskels auch seitlich (Textfig. 2 und 26), die aborale jedoch ungefähr symmetrisch zur Medianebene des Körpers am festliegenden 7. Sternit (Textfig. 2 und 26). Durch Kontraktion des Ductors muß also gleichzeitig der Penis um seine Längsachse gedreht werden. Wenn auch eine Drehung von 90° nicht vollkommen von dem Muskel erreicht wird, da die Ansatzstelle am 7. Sternit nicht ganz in der Mitte liegt (davon später), so genügt diese Drehung doch schon, da die weitere Ausrichtung des Penis durch die Form der Kloake bewirkt wird.



Textfig. 34.

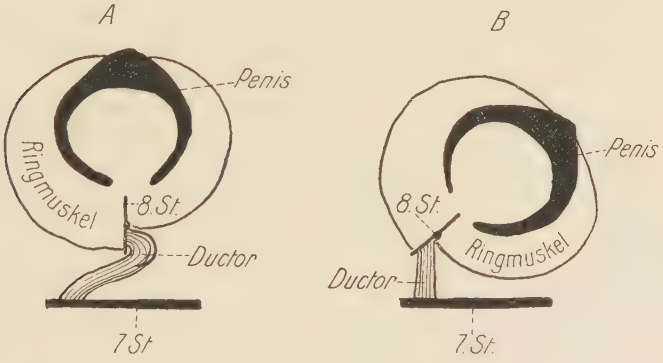
Schema zur Demonstrierung der herausstreibenden und rückziehenden Funktion des Ductor.

Diese Funktion der Drehung ist bei unserm Tier die Hauptaufgabe dieses Muskels. Die Austreibung des Penis hat ja in erster Linie der Blutdruck zu besorgen, da der Ductor bereits seinen toten Punkt erreicht hat, wenn dessen Spitze eben erst in der Geschlechtsöffnung erschienen ist. Trotzdem wird dadurch auch jene erstgenannte Funktion des Ductors nicht erübrigt, denn da der Blutdruck gleichzeitig auf die übrigen Organe wirkt, so erscheint leicht der Enddarm in der Kloakenöffnung, wenn diese nicht schon vorher von der Penisspitze ausgefüllt ist; ein Vorgang, den ich immer wieder experimentell feststellen konnte: Bei künstlicher Erhöhung des Blutdruckes stülpte sich in der Regel zuerst der Enddarm heraus. Dies geschah jedoch nie, wenn zufällig zuerst der Penis in der Kloake sichtbar wurde.

Beim weiteren Austreiben des Penis durch den Blutdruck schiebt

sich das Oralstück des Penis über das 7. Sternit hinaus (das Atrium zeigt daher in der Gegend des 7. Sternits eine so große Weite und Faltung (Taf. I), daß das dicke orale Ende darin Platz finden kann).

Textfig. 34 veranschaulicht die drei Stellungen des 7. und 8. Sternits zueinander ohne Rücksicht auf die Drehung des Penis um seine Längsachse. *A* zeigt die Ruhestellung. Das 8. Sternit liegt mit dem oralen Teile des Penis oralwärts vom 7. Sternit. Der Ductor ist gedehnt. *B*: Der Ductor hat sich bis zu seinem toten Punkt kontrahiert und dadurch den Penis so weit aboralwärts gezogen, daß er mit der Spitze aus dem Atrium heraussieht. Bei *C* ist der Penis durch den Blutdruck ganz ausgetrieben, und die Spitze der 8. Platte lagert aboralwärts zur 7. Der Ductor ist also jetzt nach der entgegengesetzten



Textfig. 35.

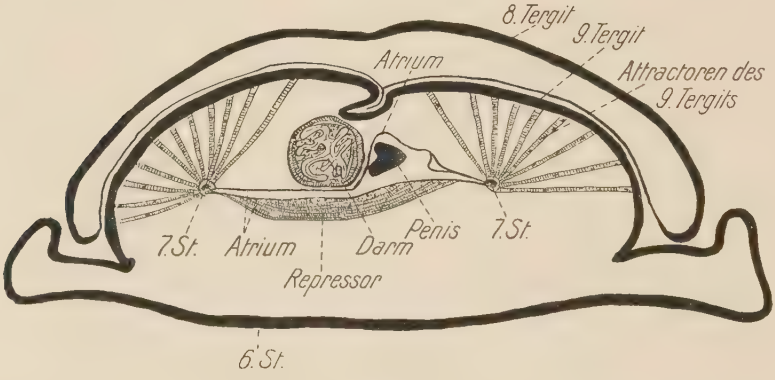
Schema zur Veranschaulichung der Rückwärtsdrehung des Penis durch den Ductor.

Seite gespannt und ist nunmehr imstande, nach vollendeter Copula den Penis wieder so weit zurückzuziehen, bis der Muskel wieder seinen toten Punkt erreicht hat.

Die Seitwärtsdrehung beim Rücktreten des Penis wird wieder vom Ductor bewirkt, und zwar dadurch, daß er nicht in der Mitte, sondern rechtsseitig am 7. und linksseitig am 8. Sternit angewachsen ist. Da nun das 7. Sternit fest im Körperinnern liegt, so bekommt der Penis gleich beim Zurückziehen die erste seitliche Neigung, wie es uns Textfig. 35 *A* und *B* veranschaulicht. Zur vollkommenen Drehung zwingt dann den Penis erst der abgeflachte Körper des Tieres, sowie die Faltung des Atriums.

Der Muskel, der das völlige Zurücktreten des Penis bewirkt und den ich daher den Repressor penis nenne, verbindet die beiden Schenkel

des 7. Sternits miteinander (Textfig. 2, 26, 28). Er ist aber nicht an den Schenkeln selbst befestigt, sondern an der dazwischen gespannten Atriumshaut (Textfig. 28, 36). Durch seine Kontraktion wird das Atrium, das den Penis dicht umspannt, ventral gefaltet und hierdurch sein Lumen so verengt, daß es auf die Penisspitze einen Druck ausübt. Weil nun das Penisende konisch verjüngt ist, so steht seine Oberfläche schräg zur Druckrichtung, und man kann den Druck in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine den Penis vollends ins Körperinnere zurückdrängt. Nach Vollendung der Copula ziehen zwei Attractoren der 9. Dorsalplatte (Textfig. 26 und 36) diese wieder gegen die Kloake und verschließen die Öffnung gegen außen. Diese Attractoren gehen von den beiden Schenkeln der 7. Ventralplatte aus und verlaufen von dort radiär bis zur Innenwandung der 9. Dorsal-



Textfig. 36.

Lina populi ♂: Schematisierter Querschnitt durch das Ende des Abdomens. Vergr. 40mal.

platte, zwischen sich den Raum für den Enddarm freilassend. Da die 9. Dorsalplatte (Textfig. 26) die ganze Kloake überdeckt (Textfig. 15), somit auch die Afteröffnung, so müssen diese Muskeln ebenfalls nach jeder Ausstoßung von Fäcalien in Kraft treten.

Wir haben also fünf Muskeln, die den ganzen komplizierten Copulationsvorgang bewerkstelligen, abgesehen von der Muskelarbeit der abdominalen Körpermuskulatur:

1. die Retractoren der Rutenblase,
2. den großen Ringmuskel,
3. den Ductor penis,
4. den Repressor penis und
5. die Attractoren der 9. Dorsalplatte.

Ein verhältnismäßig geringer Muskelaufwand bei so kompliziertem Mechanismus. Das tritt uns besonders beim Ductor penis entgegen, der nicht weniger als vier verschiedene Funktionen zu verrichten hat und dem ich daher einen so allgemeinen Namen beilegen mußte. Die Funktionen des Ductors sind:

1. den Penis in die symmetrische Lage zu bringen,
2. ihn in die seitliche Lage zurückzudrehen,
3. den Penis herauszuziehen,
4. ihn wieder zurückzuziehen.

Soviel ich weiß, ist eine derartige Menge von Funktionen eines einzigen Muskels noch nicht bekannt geworden. Das Merkwürdigste daran ist, daß er in zwei Tätigkeiten sein eigener Antagonist ist. Dies ist allerdings nur dadurch möglich, daß er durch andre mechanische Wirkungen unterstützt wird (Blutdruck, Körperform, Spannung des Chitins und andre Muskelkraft). Er übt also in beiden Fällen seine Kraftwirkung nur bis zu seinem toten Punkt aus und muß durch andre Kräfte über diesen hinausgebracht werden, um von neuem seine Arbeitsleistung erfüllen zu können.

Zum Schluß dieses Kapitels wollen wir noch als das Endresultat unsrer Untersuchungen das Zusammenwirken dieser Muskeln vom Beginn der Copula bis zur Beendigung im Zusammenhang betrachten:

Zuerst dreht der Ductor den Penis in die symmetrische Lage und läßt dabei die Spitze in der Mündung des Atriums erscheinen, worauf durch Kontraktion der Hinterleibsmuskulatur der Blutdruck so erhöht wird, daß er nicht nur den Penis ganz aus dem Körperinnern heraustreibt, sondern auch die Rutenblase in der Scheide des Weibchens zu seiner vollen Entfaltung bringt. Ist dies geschehen, so schließt der Ringmuskel die Öffnung ab, durch die das Blut ins Innere des Penis eingedrungen ist; und die Rutenblase ist so in ihrer Lage fixiert. Da nun die Rutenblase den Penis im Weibchen verankert, kann diese auch beim Nachlassen des starken Blutdruckes nicht wieder in die Leibeshöhle zurücktreten. Die Leibesmuskulatur ist also nunmehr wieder entlastet und kann das Austreiben der Geschlechtsprodukte regeln.

Da sich um die Anhangsdrüsen herum keine Spur von Muskulatur befindet, so kann nur der Blutdruck den Transport des Secretes bewirken. Ob er auch zum Austreiben des Spermas aus den Hoden in deren Ausführungsgänge dient, oder ob die dicke Wandung der Vasa deferentia allein die nötige Kontraktilität besitzt, muß dahingestellt bleiben.

Der Ductus ejaculatorius wird durch seine Chitincuticula (Textfig. 9, 10, 11) wohl davor geschützt, daß er durch den Blutdruck ganz zusammengepreßt wird und so der Durchgang der Geschlechtsprodukte verhindert würde. Die Ejakulation wird also durch die stark entwickelten Ringmuskeln bewirkt, die den Ductus ejaculatorius in seinem oberen Teil umhüllen, welche also peristaltikartig ein mäßiges Zusammendrücken der elastischen Chitinwand und damit eine Ejakulation bewirken. Das untere Ende ist, wie schon berichtet, frei von Muskeln und besteht nur aus einer sehr starken Chitinwand. Es ist das Stück, das teils schon in der Ruhelage im Innern des Penis liegt, bei der Erektion aber ganz in diesen hineingezogen wird. Dieses Stück würde bei der Kontraktion des Ringmuskels (s. diesen) durch die Verengung des Spaltes einfach eingeschnürt werden, wenn es nicht die starken Wandungen besäße. Das Fehlen der Muskulatur ist daraus zu erklären, daß diese das Hineingleiten des Ductus in den Penis erschweren würde.

Ist die Begattung beendet, so öffnet sich der große Ringmuskel. Die Hämolymphe kann in das Körperinnere zurücktreten, während die Retractoren die Rutenblase wieder in die alte Lage zurückziehen. Dadurch wird der Penis frei und kann wieder eingezogen werden.

Dies wird anfangs wieder vom Ductor bewirkt, der gleichzeitig dem Penis dabei die rechte Drehung gibt, während der Repressionsmuskel ihn ganz ins Körperinnere zurückdrängt und sich die 9. Ventralplatte mittelst seiner Attractoren über die Kloake legt.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

a) Im allgemeinen.

Ich habe nicht die Absicht, eine genaue Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates zu liefern, sondern hier nur eine allgemeine Übersicht zu geben nach den Ergebnissen, zu denen Stein in seiner umfangreichen Monographie gelangt ist. Wenn auch diese Zusammenfassung etwas über den Rahmen meiner Arbeit hinausgeht, so ist vielleicht doch manchem damit gedient, da meines Wissens keine kurze und übersichtliche Zusammenfassung über den weiblichen Geschlechtsapparat existiert. Auch wird die Aufstellung eines Schemas des weiblichen Geschlechtsapparates der Käfer überhaupt das Verständnis für den von *Lina populi* erleichtern. Wie schon einleitend gesagt, müssen wir immer wieder auf Steins Arbeit als auf die beste zurückgreifen. Sie gibt uns immer noch den heutigen Stand dieser Wissenschaft an.

Zwar hat Verhoeff sich auch mit dem Abdomen der weiblichen Coleopteren beschäftigt, in erster Linie jedoch nur mit den äußerlich

sichtbaren Chitinstücken (VERHOEFF, 1893 usw.). Nur bei den Coccinelliden (1895, 7) geht er auch etwas auf die Scheide ein.

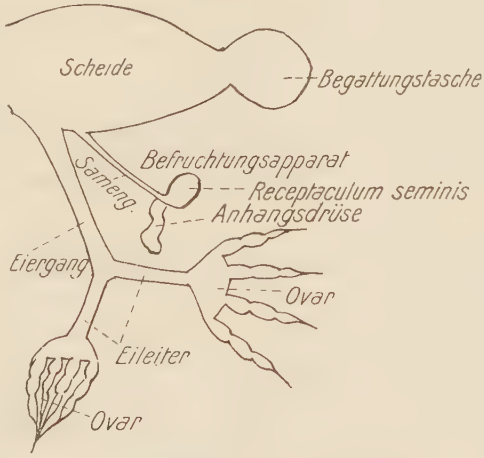
STEIN unterscheidet drei Hauptabschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates (Textfig. 37):

I. Eibildungsorgane und ihre Ausführungsgänge,
   a) Eierstöcke (ovar),
   b) Eileiter,
   c) Eiergang;
II. Begattungsorgane,
   a) Scheide,
   b) Begattungstasche;
III. Befruchtungsorgane.

I. Unter Eibildungsorganen versteht STEIN die Eiröhren, die an dem Eierkelch sitzen. In dem Eierkelch finden die reifen Eier Aufnahme. Nach der Stellung der Eiröhren zum Eierkelch lassen sich drei Haupttypen unterscheiden:

a) Eierstöcke mit unterständigem Eierkelch,
b) Eierstöcke mit zentralem Eierkelch,
c) Eierstöcke mit seitlichem Eierkelch.

Zur ersten dieser drei Gruppen gehören die Eierstöcke der Chrysomeliden. Als Zahl der Eiröhren jedes Eierstocks bei diesen gibt STEIN als Durchschnitt einige 20 an.

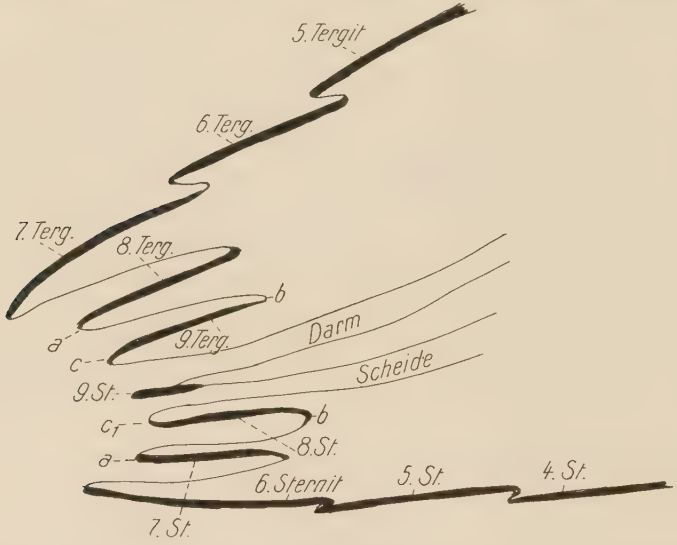


Textfig. 37.
Schema für den ♀ Geschlechtsapparat zum Verständnis der Ausführungen STEINS.

Unter Eileitern versteht STEIN die paarigen Ausführungsgänge der Eierkelche und unter Eiergang die unpaarige Fortsetzung der beiden Eileiter. (Es muß dazu bemerkt werden, daß diese Einteilung sich nicht ganz eingebürgert hat und man auch Eileiter und Eiergang unter dem gemeinsamen Namen Oviduct zusammenfaßt.)

II. Die Begattungsorgane (Textfig. 37 und 38) bilden die direkte Fortsetzung der nach innen eingezogenen Körperhaut der Kloake und des

»Scheidenmastdarmrohrs«. So schreibt STEIN: »Die Verbindungshaut hört mit dem 8. Rückensegmente und mit dem 7. Bauchsegmente[1], die oft selbst schon ganz in die Leibeshöhle zurückgezogen sind, nicht auf, sondern sie setzt sich über die Segmente hinaus fort, jedoch nicht weiter nach hinten, sondern sie schlägt sich gleich vom Hinterrand dieser Segmente aus (bei *a*) nach innen und vorn um und bildet so eine sich mehr oder weniger weit nach vorn in die Leibeshöhle hinein erstreckende Röhre, die sich vorn wieder nach rückwärts umschlägt (bei *b*), um eine neue, das Scheiden- und Mastdarmende innig umschließende, häutige Röhre zu bilden, die von hornigen Leisten und Platten gestützt wird.



Textfig. 38.

Schema für die letzten Segmente des ♀ Käferabdomens zum Verständnis der Ausführungen STEINS.

An der Mündung des Mastdarmes und der Scheide (bei *c* und c_1) schlägt sich diese häutige Röhre abermals nach vorn um, um die innerste Haut jener Kanäle darzustellen. Ich werde das äußere, weitere Hautrohr, die Kloake, und das innere, engere, von Hornplatten gestützte, das Scheidenmastdarmrohr nennen.«

In das Scheidenmastdarmrohr mündet ventralwärts des Darmes die Scheide. Diese ist die »wesentliche Grundlage der Begattungsorgane« (S. 66). »Der frei in der Bauchhöhle liegende Teil der Scheide

[1] Auf Textfig. 38 gebe ich ein Schema für diese Verhältnisse. Bei *Lina pop.* Textfig. 8 ist das 8. Rückensegment frei sichtbar, während das 7. Bauchsegment wie immer — als Homologie zum ♂ — eingezogen ist.

ist in der Regel ein von den übrigen Abschnitten der inneren Geschlechtsorgane scharf geschiedener und sehr oft sehr selbständiger, stark muskulöser Schlauch, der sich nur in wenigen Fällen, wo die Scheide die unmittelbare Fortsetzung des Eierganges bildet und mit ihm von gleichem Durchmesser ist, nicht scharf von dem Eiergange abgrenzen läßt. Da in allen übrigen Fällen bei den Käfern der Eiergang unter der blind endigenden Spitze der Scheide[1] oft sehr weit nach hinten, aber immer auf der unteren Seite derselben mündet, sodaß das vordere Ende der Scheide sehr häufig den Eiergang überdeckt und noch zwischen die eigentlichen Eierstöcke hineinragt, so kann man über die Grenze des Eierganges und der Scheide und über die richtige Deutung dieser Abschnitte nicht im Zweifel bleiben. Außerdem unterscheidet sich die Scheide gewöhnlich auch dadurch von dem Eiergang, daß sie bald ihrer ganzen Ausdehnung nach viel weiter und mehr sackartig ist als der Eiergang, bald nur nach vorn in der Gegend, wo der Eiergang in sie mündet, und darüber hinaus sackartig erweitert ist.« Als Begattungstasche bezeichnet Stein das orale Ende der Scheide, »wenn es so bedeutende Formumwandlung erfahren hat, daß es wirklich als ein selbständiger Abschnitt der Scheide erscheint, und beim Begattungsakte auch eine selbständige Funktion erfüllt.«

Bei den Chrysomeliden finden wir nach Steins Angabe (S. 69) teils »eine sackförmige Scheide, d. h. eine grade, weite, vorn blind endigende Scheide, auf deren unterer Seite der engere Eiergang mündet«; teils »keine deutlich von dem Eiergange abgesetzte Scheide . . . , indem der Eiergang einen Kanal darstellt, der in gerader Richtung nach der Hinterleibsspitze verläuft und hier nach außen mündet«. Eine Begattungstasche ist also nicht vorhanden.

III. Befruchtungsorgane (Fig. 37): Die Befruchtungsorgane wurden von v. Siebold (1837) entdeckt. Er nannte sie Receptaculum seminis und unterschied an diesem drei Teile:

1. den Ductus seminalis (Samengang),
2. die Capsula seminalis (Samenkapsel),
3. die Glandula appendicularis (Anhangsdrüse).

Stein hat in der Benennung eine kleine Modifikation vorgenommen, »da dieser Apparat keineswegs bei allen Käfern aus drei Teilen besteht (S. 96), sondern bald einfacher, bald noch zusammengesetzter ist«, und »da ferner der Ausdruck Samenbehälter für den ganzen Apparat und Samenkapsel für einen Teil derselben leicht zu Mißverständnissen

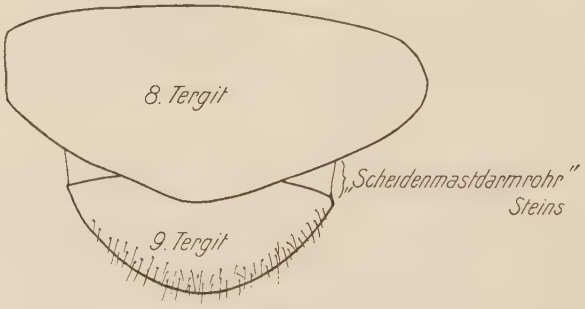
[1] D. h. an der Ventralseite der Scheide caudalwärts zur Spitze.

Veranlassung geben kann«. So hält er es für zweckmäßiger, den ganzen so formenreichen dritten Abschnitt der weiblichen Geschlechtsorgane als Befruchtungsapparat zu bezeichnen und für den Abschnitt, in welchem die Spermatozoen aufgespeichert werden, den Ausdruck Samenbehälter (Receptaculum seminis) zu gebrauchen.

»Der Befruchtungsapparat steht mit den übrigen Abschnitten der Geschlechtsorgane stets in einem solchen Zusammenhange, daß die Spermatozoen sowohl aus den Begattungsorganen, in die sie vom Umhüllungsstoff getragen, durch die Copulation gelangten, ohne Schwierigkeit in den Samenbehälter treten, als auch wieder von hier aus mit den aus den Eierstöcken herabsteigenden Eiern in unmittelbare Berührung kommen können. Sehr häufig ist namentlich der Befruchtungsapparat in dem oberen Winkel[1] eingefügt, den entweder das freie Ende der Scheide oder die Begattungstasche mit dem Eiergange bildet.« Die Chrysomeliden haben nach Stein alle eine chitinige, gekrümmte und mit einem Kompressionsmuskel versehene Samenkapsel (Textfig. 43 und 44), einen sehr verschieden langen Samengang und eine kurze, sitzende, bandartige am Grunde der Samenkapsel mündende Anhangsdrüse.

b) Der weibliche Geschlechtsapparat von Lina populi.

Äußerlich sind Männchen und Weibchen von *Lina populi*, wenigstens nach meinen Beobachtungen, nicht zu unterscheiden. Höchstens

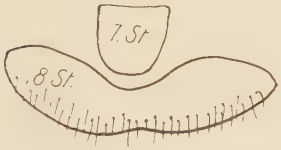


Textfig. 39.
Lina populi ♀: Die beiden letzten Tergite. Vergr. 20mal.

dürften die Weibchen in der Regel etwas größer sein als die Männchen. Wie bei diesen bilden die 8. Dorsal- und 6. Ventralplatte das Ende des Abdomens und berühren einander mit ihren Rändern, wodurch sie die

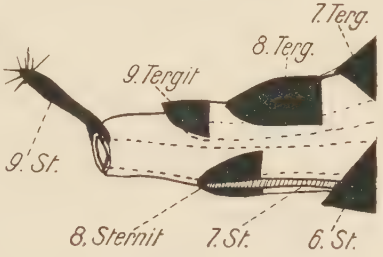
[1] Soll wohl heißen: der zweite oralwärts gelegene Winkel.

Kloake nach außen abschließen[1]. Diese wird durch die nach innen gezogenen Verbindungshäute gebildet, welche die beiden genannten Platten mit den folgenden verbinden, also auch hier in das Innere des Abdomens verlagert sind. Wie auch beim Männchen ist der äußerste Rand der Ventralzwischenhaut verstärkt. Heben wir das 8. Tergit ab, so sehen wir unter ihm das 9. Tergit. Es unterscheidet sich von dem des Männchens dadurch, daß es eine einheitliche Platte bildet und nicht wie bei diesem (Textfig. 16 und 26) in der Mitte gefaltet ist[2] (Textfig. 39). Es trägt wie beim Männchen zahlreiche Sinneshaare. Von der Dorsalseite her begrenzt es das »Scheidenmastdarmrohr«. Ventralwärts wird dieses von dem 7. und 8. Sternit (Textfig. 40) gebildet. Das 8. Sternit ist zweiteilig, das 7. zu einem kleinen Plättchen reduziert (Textfig. 40), das dem 8. so dicht anliegt, daß WANDOLLEK (1906) — S. 551 — beide zusammen für eine Platte hielt und zwar für das 8. Sternit.



Textfig. 40.

Lina populi ♀: Die beiden letzten Sternite. Vergr. 20mal.



Textfig. 41.

Luperus flavipes ♀: Legeapparat, »Scheidenmastdarmrohr« STEINS.

Das »Scheidenmastdarmrohr«, das bei andern Arten eine außerordentliche Länge erreichen kann (vgl. *Luperus*, Textfig. 41)[3], ist bei *Lina populi* sehr kurz (Textfig. 39). In ihm befinden sich dorsalwärts der Enddarm, ventralwärts die Scheide. Enddarm und Scheide werden durch die 9. Ventralplatte getrennt (Textfig. 42 und 45). Der weibliche Geschlechtsapparat mündet also wie gewöhnlich zwischen dem 8. und 9. Sternit.

Die 9. Ventralplatte ist zweigespalten, und die Hinterränder ihrer beiden Hälften schlagen sich nach innen um. Auf diese Weise ent-

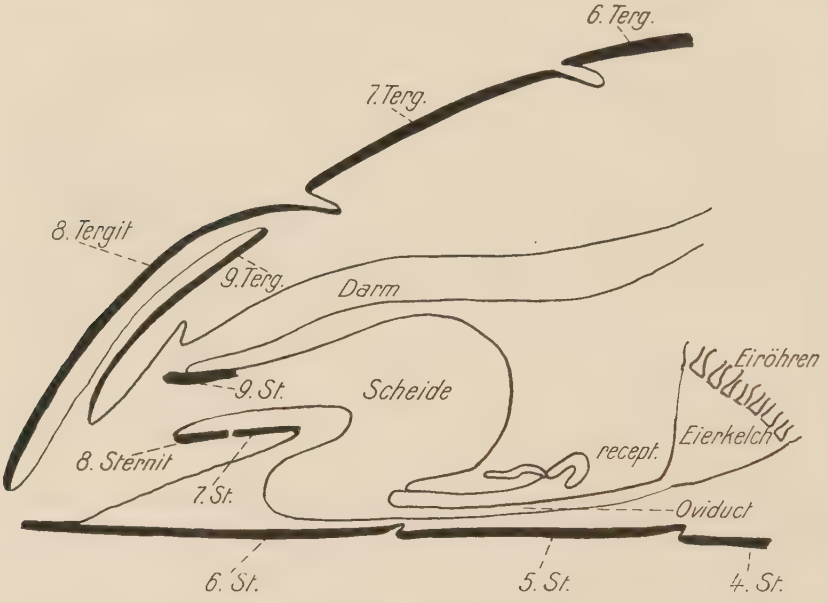
[1] Die 8. Dorsalplatte ist also nicht, wie zum Teil bei anderen Käfern (Textfig. 38) in das Abdomen hineingezogen.

[2] Dieses Merkmal benutzte ich zur Unterscheidung der Geschlechter, indem ich vorsichtig mit der Nadel das 8. Tergit lüftete.

[3] Hier ist in der Ruhelage auch das 8. Tergit ins Körperinnere gezogen. Wir haben also bei *Luperus* nur sechs sichtbare Tergite, wobei das siebente Tergit den äußeren Abschluß des Abdomens bildet, wie bei dem Schema Textfig. 38.

stehen zwei cylindrische »palpenförmige« Gebilde (Textfig. 45). Diese sind mit Sinneshaaren versehen und dienen vielleicht als Reizorgan bei der Begattung oder als Tastorgan bei der Eiablage, vielleicht auch beiden Zwecken.

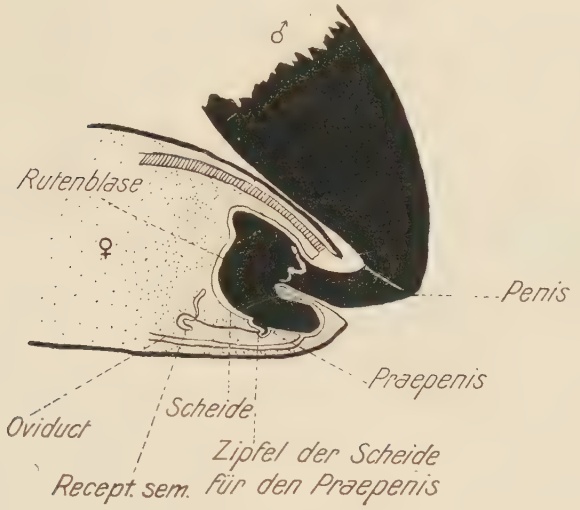
Die Scheide ist bei *Lina populi* sackförmig (Textfig. 42 und 44). Eine besondere Begattungstasche ist an ihr nicht vorhanden. Sie besitzt eine ganz charakteristische Form, die jedoch nicht ohne weiteres feststellbar ist, da sie von einer muskulösen Schicht bedeckt wird, die in



Textfig. 42.

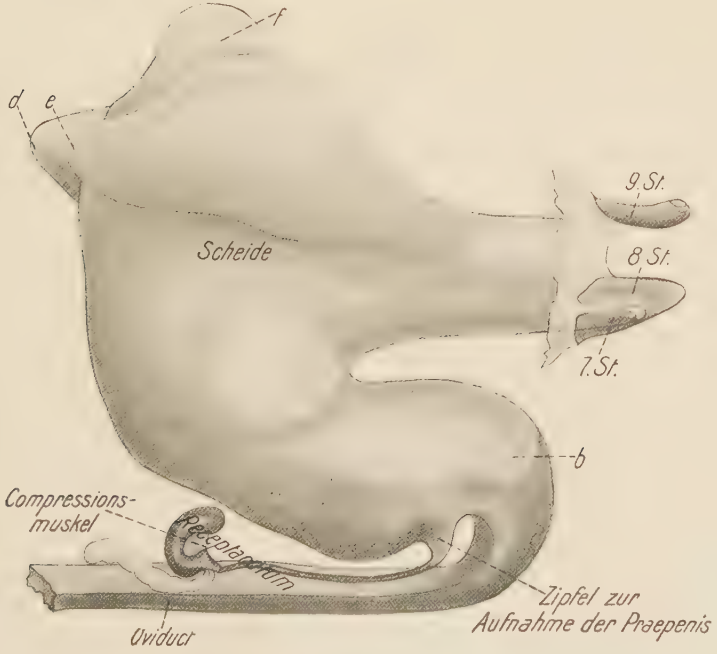
Lina populi ♀: Schema für den Geschlechtsapparat (Sagittalschnitt durch das Abdomen).

der Ruhelage stark kontrahiert ist. Es ist daher mit Schwierigkeiten verbunden, die Form der Scheide festzustellen. Ich halte es aus diesem Grunde auch für fraglich, ob die Abbildungen Steins der Wirklichkeit entsprechen, da sie nach mikroskopischen Präparaten hergestellt sind, wobei auf die Lage im Körper nicht immer Rücksicht genommen ist. Die Scheide von *Lina populi* zeigt dorsalwärts eine blasige Auftreibung, wobei sie drei stumpfe Zipfel bildet. Ihr Endteil biegt ventralwärts um, und verläuft wieder aboralwärts (Textfig. 42—44). Das äußerste Ende läuft ventralwärts im abgeplatteten Eiergang aus. In dem Winkel zwischen Eiergang und Scheide sitzt das Receptaculum seminis. Der Samengang erweitert sich kurz vor seiner Einmündung und bildet



Textfig. 43.

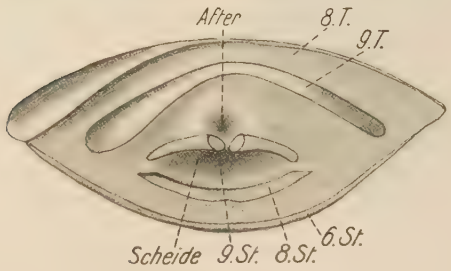
Lina populi ♂ + ♀: Schema für den Copulationsvorgang.



Textfig. 44.

Lina populi ♀: Scheide im aufgetriebenen Zustande. Vergr. 20mal.

einen leicht gebogenen Zipfel. Die Samenkapsel entspricht dem von Stein des öfteren abgebildeten Typus. Sie ist gebogen, am Ende keulenförmig verdickt. Die beiden Schenkel werden durch den Kompressionsmuskel verbunden, und am Grunde mündet die Anhangsdrüse ein (Textfig. 44). Der Samengang ist vielfach gewunden, und daher erscheint das Receptaculum der Scheide nicht anliegend. Auf der Abbildung 44 ist der Samengang entknäult.



Textfig. 45.

Lina populi ♀: Äußerstes Ende des Abdomens mit Darm- und Geschlechtsöffnung.

Der muskulöse Eiergang ist in der Ruhelage dorsoventral flach gedrückt. Er teilt sich oralwärts in die beiden Eileiter. Die beiden Ovarien haben genau je 20 Eiröhren, die in der Eireife eine solche Ausdehnung zeigen, daß sie fast das ganze Abdomen ausfüllen. Zwischen ihnen findet der Darm Platz.

Die Begattung.

a) Copulationsvorgang.

Beim Begattungsakt sitzt das Männchen auf dem Rücken des Weibchens, wobei die Vordertarsen des Männchens den Thorax des Weibchens umklammern. Haben die Tiere diese Lage eingenommen, so krümmt sich die Hinterleibspitze des Männchens nach unten, sodaß die 8. Dorsalplatte unter den Flügeldecken sichtbar wird, während sich das Abdomen des Weibchens hebt. Dann tritt der Penis aus dem Körperinnern hervor und beschreibt dabei einen Bogen nach unten und vorn, sodaß die Spitze oralwärts gerichtet ist und die Oberseite nach unten gekehrt wird (Textfig. 43). Mit tastenden Bewegungen sucht er nun in die Scheide des Weibchens einzudringen. Das Weibchen hebt dabei das 8. Tergit und öffnet so die Kloake. Das »Scheidenmastdarmrohr« kommt dem Penis ein wenig entgegen, die Vulva öffnet sich und nimmt die Spitze des Penis auf. Das Mittelstück tritt nicht mit ein, sondern bleibt während der Begattung frei sichtbar (Textfig. 43).

Ist dies geschehen, so wird die Rutenblase entfaltet. Ein flüchtiger Blick auf die Scheide (Textfig. 44) und die Rutenblase (Textfig. 27) genügen, um zu erkennen, daß beide genau korrespondieren. Wie schon erwähnt, war dies am frisch präparierten Weibchen wegen der Kontrak-

tion der Scheidenmuskulatur nicht leicht festzustellen. Ich bediente mich daher in Kalilauge macerierter Präparate. Ich untersuchte sie unter Wasser mit dem Binocular, indem ich von innen mit der Nadel die Wandung zur Entfaltung brachte und so die Ausbuchtungen feststellen konnte. Diese Präparate haben aber den Nachteil, daß sie zu weich sind und sich unter Wasser so strecken, daß die Scheide einfach wie ein langgestreckter Sack aussieht, an dessen oralem Ende der Eiergang einmündet. Daß sie sich jedoch nach hinten wieder umbiegt, kann nur am frisch geöffneten Tier festgestellt werden.

Trotz dieser vergleichenden Untersuchungen würde ich über die vollständige Übereinstimmung von Rutenblase und Scheide nicht so bestimmt urteilen können, wenn es mir nicht schließlich doch bei einem Käferpaare gelungen wäre, es während der Copula mit Blausäuredämpfen abzutöten, sodaß die pralle Rutenblase in der Scheide stecken blieb. Diese Tiere trennte ich so voneinander, daß ich den Penis an der Stelle durchschnitt, wo er aus dem männlichen Abdomen heraustrat. Dann präparierte ich vom Rücken her den ganzen weiblichen Geschlechtsapparat heraus und konnte nun feststellen, daß die Scheide von der Rutenblase völlig aufgetrieben war. Die Wände der Rutenblase lagen fest an denen der Scheide. Das Ende *c* (Textfig. 27) verschloß den Weg zum Eiergang, wobei die beiden Vorsprünge *a* und *b* in die rechts und links vom Eiergang gelegenen Ausbuchtungen paßten. Ebenso traten die Vorsprünge *d*, *e*, *f*, *g* des Penis in die entsprechenden Vertiefungen der Scheide. Durch diesen Mechanismus wird der Penis vollkommen im Weibchen verankert. Eine derartige Befestigung der beiden Geschlechter aneinander ist schon deswegen nötig, da die Übertragung des Spermas in den weiblichen Befruchtungsapparat viele Stunden in Anspruch nimmt.

b) Austreibemechanismus.

Wie das Sperma aus dem Penis in das Receptaculum seminis gelangt, darüber herrschte bisher völlige Unklarheit. Stein (1847) sagt darüber (S. 105): »Ohne das Vermögen der Ortsveränderung würden die Spermatozoen in den meisten Fällen nicht aus den Begattungsorganen in die Samenkapsel gelangen können. Denn Wimperbewegung, denen man bei höheren Tieren die weite Beförderung der Spermatozoen aus der Scheide nach den Eierstöcken hin zugeschrieben hat, finden sich, wie schon oben bemerkt wurde, weder in den Geschlechtsorganen, noch in irgend einem andern Organ der Insekten. Auch die Kontraktion der Kanäle, welche die Spermatozoen zu durchlaufen haben, können nicht

die alleinige Ursache ihrer Weiterbeförderung sein; denn diese Kanäle sind zum Teil gar keiner Kontraktion fähig, da ihnen die Muskelschicht fehlt, wie dies namentlich von dem Samengang gilt und zwar gerade in den Fällen, wo er sehr lang ist. Daß aber die Spermatozoen selbst den Weg nach der Mündung des Samenbehälters finden sollten, wird sich niemand einreden lassen, der das Tun und Treiben der Spermatozoen und ihre Entwicklung zum Gegenstand anhaltender Beobachtungen gemacht und daraus die Überzeugung gewonnen hat, daß sie keine Tiere, sondern nur zur höchsten Selbständigkeit, bis zur spontanen Bewegung potenzierte zellige Elementarkeime sind. Daß sie den Weg aus der Scheide nach dem Samenbehälter dennoch niemals verfehlen, erkläre ich mir nur dadurch, daß ihnen die Richtung, in der sie sich innerhalb der Scheide zu bewegen haben, um bis zur Mündung des Samenbehälters zu gelangen, durch peristaltische Bewegungen der Scheide mitgeteilt wird. Sind sie erst bis zur Mündung des Samenbehälters gelangt, so steigen sie in demselben lediglich vermöge ihrer eigenen Bewegungen hinauf.«

Von den Käferarten, deren Männchen den Samen in einer Spermatophore ins Weibchen absetzen, sagt Stein, daß hier das Gerinnen der Spermatophore die Spermatozoen in die Richtung zur Mündung des Receptaculum drängte. Nach Blunk (1912) kommt bei *Dytiscus* noch der Blutdruck hinzu, der den Inhalt der Spermatophore, die nur in die Spermatophorentasche gelangt, in die Scheide preßt. Über die weitere Wanderung des Spermas folgt Blunk der Ansicht Steins, »daß die peristaltischen Bewegungen der Vagina den Transport des Spermas zum Receptaculum übernehmen« (Blunk, 1912 — S. 234 —).

Ob bei den Spermatophoren bildenden Käfern wirklich peristaltische Bewegungen der Scheide das Sperma in das Receptaculum transportieren, muß ich dahingestellt sein lassen. Bei unserm Käfer — aller Wahrscheinlichkeit nach bei allen, die keine Spermatophoren bilden, überhaupt — liegen die Verhältnisse anders.

Meine Befunde ergeben, daß — wie auf Textfig. 43 ersichtlich — bei der Copulation die Spitze des Präpenis direkt in die Mündung des Samenganges eindringt. Die Zähnchen, die die Rutenblase bedecken (Taf. I), namentlich die besonders entwickelten rechts und links vom Präpenis (Textfig. 25 und 27), halten diesen fest in seiner Lage. Demselben Zweck dienen auch die Widerhaken, die die Scheide auskleiden. Stein hat also nicht Recht mit seiner Meinung, sie dienten dazu, die zähe Samenmasse in der Scheide festzuhalten, damit sie nicht mit dem zurückweichenden Penis wieder herausgezogen würde. Er

ging dabei von der falschen Voraussetzung aus, daß das Sperma zuerst in die Scheide gelange. Auch die charakteristische Form des Penis und der Rutenblase, welche derjenigen der Scheide entsprechen, dient dazu, den Präpenis unverrückbar in seiner Lage vor dem Eingang zum Receptaculum zu halten, auch wenn die Tiere sich während der Begattung bewegen.

Da nun das Sperma nicht erst in der Scheide abgelagert wird, sondern direkt vom Präpenis aus in das Receptaculum gepreßt werden soll, ist diese Fixierung unbedingt notwendig, zumal da bei der zähen Beschaffenheit des Spermas und bei der Engigkeit der Ausführungsgänge die Begattung viele Stunden dauert.

Wäre die Möglichkeit einer Verschiebung des Präpenis aus seiner Lage vorhanden, so würde sich das Sperma in die Scheide ergießen, von wo aus es nicht in das Receptaculum gelangen könnte. Spermatozoen, die Stein in der Scheide antraf, waren stets abgestorben.

Sind die beiden Tiere fest miteinander copuliert, so beginnt die Übertragung des Spermas, und zwar offenbar in folgender Weise:

Da ich mich nämlich davon überzeugt habe, daß sich nach der Begattung im Receptaculum nur reines Sperma findet, und da ferner der Weg der Geschlechtsprodukte bis ins Receptaculum durch die feste Vereinigung von Präpenis und Befruchtungsapparat eine ununterbrochene Röhre bildet, so ist eine nachträgliche Sonderung von Sperma und dem Secret der Anhangsdrüse, wie sie bisher angenommen wurde, nicht möglich. Wir haben daher eher anzunehmen, daß das Sperma vorweggeht und von den nachfolgenden Secretmassen vorwärts geschoben wird. Bei *Dytiscus* hat Blunk (1912) bereits eine von Anfang an bestehende Trennung von Sperma und Secret konstatiert. Dort schiebt die Kittmasse das Sperma vor sich her, um es in dem »Penisdeckapparat« zu umhüllen und so die Spermatophore zu bilden. Da bei *Lina populi* keine Spermatophoren gebildet werden, so wird die Hauptaufgabe der Secretmasse darin bestehen, das Sperma vorwärts zu schieben, ohne dieses Nachschieben wäre es aus rein physikalischen Gründen dem Sperma nicht möglich, in dem langen Ausführungsgang vorwärts zu kommen. Zwar ist der Ductus ejaculatorius von einer dicken Muskelschicht umgeben. Ob aber diesem es vermittels peristaltischer Bewegung gelingt, aus einem oben geschlossenen Rohr — wir müssen die Geschlechtsausführungsgänge mit den Hoden am Ende so betrachten — eine Flüssigkeit herauszupumpen, möchte ich bezweifeln; denn die Wandungen des Ductus ejaculatorius sind mit einer ziemlich starken Chitincuticula ausgestattet, die der Muskelarbeit nicht unerheb-

lichen Widerstand zu leisten imstande ist. Oder es müßte so viel Sperma von den Hoden abgesondert werden, daß die ganzen Ausführungsgänge damit angefüllt würden und dann nur der äußerste Teil in das Receptaculum gelangen könnte.

Aber da die Hoden augenscheinlich nicht imstande sind, eine derartige Menge Sperma zu produzieren, so hat das Secret der Anhangsdrüsen die Arbeit des Nachschiebens zu erfüllen. Außerdem haben diese Drüsen sehr dünne Wände, und sie werden daher im Gegensatz zu der stark chitinigen Intima des Ductus ejaculatorius ohne weiteres dem Blutdruck und der Saugkraft des Ductus nachgeben. So fällt die rücksaugende Wirkung, die ein geschlossenes Capillar ausübt, fort. Die zähe Beschaffenheit des Secretes bewirkt außerdem, daß ein Rückgleiten bei zeitweilig nachlassendem Blutdruck ausgeschlossen ist. Daß der Blutdruck wirklich eine wichtige Rolle bei der Ausstoßung der Geschlechtsprodukte spielt, kann man bei copulierenden Insekten beobachten: Das Abdomen des Männchens zieht sich bei der Begattung in bestimmten Zwischenräumen zusammen, wie ich am besten bei *Carabus* und *Bombyx* feststellen konnte.

Ob den Anhangsdrüsen noch eine andre Funktion zukommt, möchte ich offen lassen. Bruel (1897) glaubt für *Calliphora* annehmen zu dürfen, dieses Secret habe das Sperma zu verdünnen, und hat daher der Anhangsdrüse unter dieser Voraussetzung den Namen »Prostata« beigelegt. Dieser Auffassung muß ich für mein Tier widersprechen. Das Secret hat nämlich eine sirupartige Zähigkeit, die ein Mischen namentlich in den engen Gängen meiner Ansicht nach nicht zuläßt; die auch die Bewegung der Spermatozoen — falls sie schon solche besitzen — lähmen müßte, wenn diese versuchten, durch ihre Eigenbewegung in die Masse einzudringen. Außerdem müßte sich dann im Receptaculum wenigstens nur eine Spur dieses Secretes finden, was aber nicht der Fall ist, wie auch Bruel für *Calliphora* angibt. Endlich findet man auf Schnittbildern stets den Ductus ejaculatorius mit Secret angefüllt, ohne eine Spur von Sperma.

Die Aufgabe, das Sperma zu verdünnen, glaube ich einem andern Organ zuschreiben zu dürfen, dem ich auch daher den Namen »Prostata« (S. 17 und Textfig. 12 und 13) beigelegt habe. Es ist dies die drüsige Erweiterung des Ductus ejaculatorius. Das Secret in diesem ist sehr feinkörnig und hat, bevor es in das Lumen tritt, die Chitincuticula, die als Filter wirkt, zu passieren. Da es während der Geschlechtsreife des Tieres produziert wird, im Gegensatz zu den Anhangsdrüsen (s. diese S. 13), so ist auch nicht anzunehmen, daß es erstarrt, bevor der Inhalt

der Hoden die Drüse passiert. Wir haben uns also die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte kurz so vorzustellen: Schon bei der Einleitung zur Copula beginnt infolge der Kontraktion der Längsmuskeln der Vasa deferentia das Sperma aus dem Hoden hinabzusteigen und sich beim Passieren der Prostata mit deren Secret zu vermischen.

Ist das Sperma so weit vorgedrungen, daß durch Kontraktion der Ausführungsgänge ein weiteres Vordringen nicht mehr möglich ist, dann drängt das Secret der Anhangsdrüsen, das durch den erhöhten Blutdruck ausgetrieben wird, nach und hebt so die rücksaugende Wirkung der Gefäße auf. So wird das Sperma bis in die Samenkapsel des Weibchens hinauf geschoben, was bei der Engigkeit der Gänge und der Zähigkeit der Masse viele Stunden in Anspruch nimmt.

Das Secret der Anhangsdrüsen dringt nicht mit in das Innere des Receptaculum ein, kann auch nicht während der Begattung seitwärts in die Scheide gelangen, da der Weg geschlossen und die Scheide durch die Rutenblase prall gefüllt ist. Ob beim Rückziehen des Penis ein Teil noch in die Scheide gelangt, muß ich unentschieden lassen. Das Weibchen würde in dem Falle hinterher die verhärtete Masse wieder ausstoßen, wie es bei den Spermatophoren bildenden Käfern beobachtet wird.

Auf eine zweite mögliche Funktion der Anhangsdrüsen möchte ich zum Schluß noch hinweisen. Wie schon erwähnt, habe ich auf allen Schnittbildern im Ductus bis in den Penis hinein das Secret der Anhangsdrüsen gefunden. Anscheinend rührt dies von dem letzten Begattungsakt her. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß auch vor der ersten Begattung die Anhangsdrüse die Ausführungsgänge mit Secret versieht. Bei Eintritt der Copula muß nun der Ductus dies Secret ausstoßen, bevor der Präpenis vor das Receptaculum gepreßt wird. Und es ist nicht ohne Wahrscheinlichkeit, daß es dabei zum Teil in die Scheide des Weibchens gelangt und die Verbindungsstelle zwischen Präpenis und Receptaculum abdichtet, wozu es seine zähe Beschaffenheit sehr wohl befähigt. Auch der Umstand, daß man die Rutenblase in der Nähe des Präpenis öfters mit verhärteter Kittmasse bedeckt findet, spricht für diese Funktion.

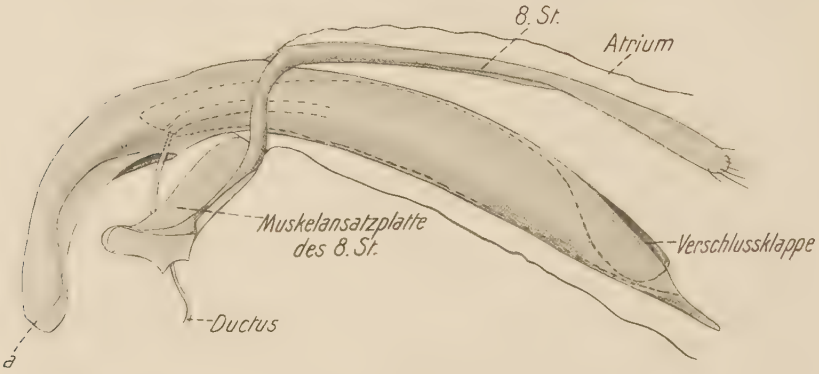
Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden.

Bei folgenden beiden Arten habe ich im großen und ganzen dieselben Verhältnisse gefunden wie bei *Lina populi* und kann mich daher bei der Beschreibung kürzer fassen, wo wir keine Abweichungen finden, und nur auf die Organteile näher eingehen, die eine nennenswerte Umwandlung erfahren haben.

a) Plateumaris sericea. L.[1].

1. Chitinskelet.

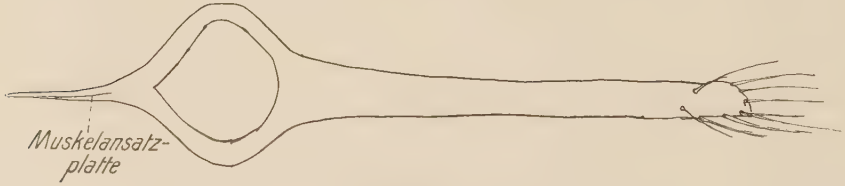
Der Penis (Textfig. 46) ist — entsprechend der schlanken Gestalt des Tieres — dünner und langgestreckter als bei *Lina populi*, zeigt aber



Textfig. 46.

Plateumaris sericea ♂: Chitinskelet des Copulationsapparates. Vergr. 47mal.

ähnliche Differenzierungen. Das Oralstück ist auch gespalten, jedoch nicht so tief. Während der Spalt bei *Lina populi* auf der Unterseite $^1/_2$ der Gesamtlänge beträgt, beträgt er bei *Plateumaris* nur $^1/_4$ und reicht auf der Oberseite nur bis über die Endrundung hinweg (bis *a* auf



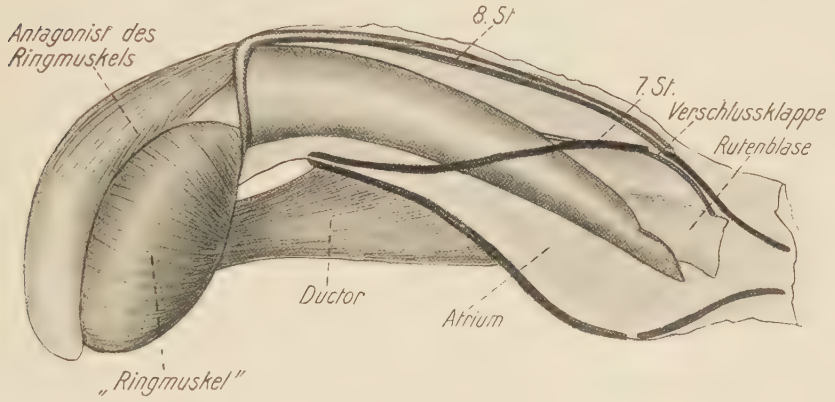
Textfig. 47.

Plateumaris sericea ♂: Achtes Sternit. Vergr. 47mal.

Textfig. 46). An seinem aboralen Ende läuft der Penis sehr spitz aus. Die Verschlußklappe ist ebenfalls zweiteilig. Eine besondere Umgestaltung hat das 8. Sternit erfahren. Auf der Unterseite des Penis ist es ähnlich gebaut wie bei *Lina populi* und bildet eine Muskelansatzplatte, die senkrecht zum Penis steht. Die beiden Schenkel verjüngen sich jedoch nicht wie bei *Lina*, sondern nehmen noch an Stärke zu und vereinigen sich nicht nur zu einem nahtlos geschlossenen Ring (Textfig. 46

[1] Eine Donaciine.

und 47) um den Penis, sondern dieser entsendet längs der Oberseite des Penis aboralwärts noch eine schmale leicht gekrümmte Chitingräte, die bis zur Penisspitze reicht. Am äußersten Ende ist sie schräg abgerundet und mit starren, eingelenkten Borsten versehen (Textfig. 47). Durch eine Gelenkhaut steht der Ring mit dem Penis so in Verbindung, daß eine hebelartige Bewegung ermöglicht wird, wobei wir uns das untere Stück des 8. Sternits als kürzeren, das obere Stück als längeren Hebelarm zu

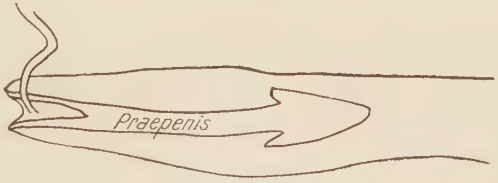


Textfig. 48.

Plateumaris sericea ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. Vergr. 47mal.

denken haben. Auf diese Weise kommt ein bewegliches Greiforgan zustande.

Auch Weise (1889, 4 und 1893, 14) — S. 8 — erwähnt diesen »Anhang« der Donaciiden und nennt ihn »fulcrum«, ohne seinen segmentalen Charakter, oder auch nur seinen Bau oder seine Funktion zu erkennen.



Textfig. 49.

Plateumaris sericea ♂: Rutenblase mit durchscheinendem Präpenis. Vergr. 47mal.

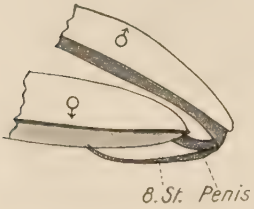
Das 7. Sternit besteht aus zwei gebogenen Chitinspangen, die sich oralwärts einander in einem spitzen Winkel nähern, ohne sich jedoch zu berühren (Textfig. 48). Diese Spangen erreichen beinahe die ganze Länge des Atriums und würden diesem eine Starrheit geben, die ein Heraustreten des Penis nicht zulassen würde, wenn die beiden Spangen nicht an der Stelle unterbrochen wären, an der sich das Atrium beim Austreten des Penis

umschlägt. Ebenso dient die Unterbrechung an der Spitze des 7. Sternits dazu, eine größere Geschmeidigkeit des Atriums zuzulassen.

Der Ductus ejaculatorius tritt durch den Spalt der Unterseite in den Penis und mündet in den pfeilartigen Präpenis der gut entwickelten Rutenblase ein (Textfig. 49).

2. Funktion und Muskulatur.

Das Heraustreten des Penis, seine Einführung in das Weibchen, seine Verankerung und sein Zurücktreten wird ebenso bewerkstelligt, wie wir es bei *Lina populi* kennen gelernt: Wir haben wie dort die Retractoren der Rutenblase und den Ductor penis (Textfig. 48). Auch der Muskel, der das Oralstück verschließt, ist vorhanden. Da das Oralstück jedoch nur auf der Unterseite gespalten ist, so ist der Muskel nicht ringförmig, sondern verläuft nur von der Muskelansatzstelle des 8. Sternits bis zum Rand des Spaltes (Textfig. 48).



Textfig. 50.
Plateumaris sericea ♂ + ♀: Schema für den Copulationsvorgang.

Da die dorsale Verlängerung des 8. Sternits als Greiforgan dient, kommt noch ein Muskel hinzu, der ein Öffnen des Hebels bewirkt. Dieser Muskel entspringt in der Mitte des Oralstückes und reicht bis zu der Stelle, wo der lange Hebelarm am Ring ansitzt (Textfig. 48). Er tritt, wie ich beobachten konnte, in Aktion, wenn der Penis aus dem Abdomen des Männchens tritt. Dadurch wird der lange Hebelarm vom Penis abgespreizt, sodaß nur dieser in das Weibchen eingeführt wird (Textfig. 50).

Ist die Rutenblase in der Scheide des Weibchens entfaltet, dann kontrahiert sich der »Ringmuskel«, der den kurzen Hebelarm mit dem Oralteil verbindet. Dadurch wird nicht nur der Penis abgeschlossen und das Zurücktreten des Blutes verhindert, sondern auch der lange Hebelarm adduziert und gegen die Bauchseite des Weibchens gepreßt. Auf diese Weise wird das Männchen mit dem Weibchen noch intensiver verbunden (Textfig. 50).

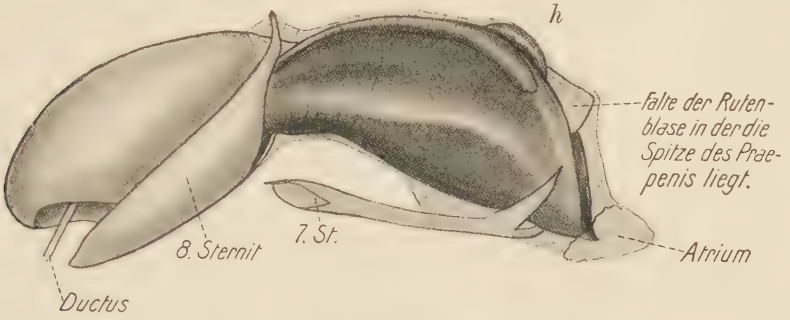
b) Clytra quadripunctata L.[1].

1. Chitinskelet.

Der Penis von *Clytra* (Textfig. 51) fällt zuerst durch seine ungeheure Größe auf, erreicht er doch die gleiche Länge wie das Abdomen

[1] Eine Clytrine.

des ganzen Tieres. Das Chitin, besonders das des aboralen Teiles (Mittelstück und Spitze) zeigt eine schwarzbraune Färbung und ist von großer Härte und Sprödigkeit. Der Penis ist nicht glatt und rund wie bei *Lina* und *Plateumaris*, sondern kantig, mit Längsleisten und Querfalten versehen. Die Spitze ist breit, nur das äußerste Ende zugespitzt. Die beiden Stücke, die der Penisverschlußklappe von *Lina*



Textfig. 51.

Clytra quadripunctata ♂: Chitinskelet des Copulationsapparates. Vergr. 20mal.

und *Plateumaris* entsprechen, sind halbmondförmige Haken (Textfig. 51 *h*), deren Spitze nicht mit der Rutenblase verwachsen ist. Wahrscheinlich dienen sie mit zur Befestigung des Penis im Weibchen. Das Oralstück des Penis ist rund, eiförmig. Statt des Spaltes haben wir eine breite Öffnung an der Unterseite.

Da die Ränder dieser Öffnung nicht aneinander gepreßt werden können, so zeigt die 8. Ventralplatte die genügende Breite, um die Öffnung mit ihrer Fläche verschließen zu können (Textfig. 51 und 52). Sie ist eiförmig und gewölbt, sodaß sie sich dem Oralstück dicht anlegen kann. Auf der Innenfläche zeigt sie zum Ansatz der Muskeln eine Längsleiste und am Scheitelpunkt eine kleine Kerbe, um den Ductus hindurchzulassen (Textfig. 52). Die beiden Schenkel der Platte umlaufen den Penis, vereinigen sich aber nicht auf der Oberseite, sondern biegen sich, jedes für sich, leicht oralwärts um (Textfig. 51).

Textfig. 52.

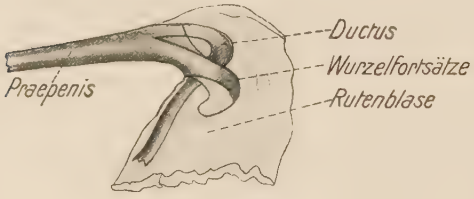
Clytra quadripunctata ♂: Achtes Sternit. Vergr. 20mal.

Die 7. Ventralplatte zeigt die Form einer Gräte. Am aboralen

Ende ist sie zu einer Gabel gespalten, zwischen deren beiden Zinken die Penisspitze zu liegen kommt (Textfig. 51). Auch hier erreicht das 7. Sternit, wie bei *Plateumaris*, die gleiche Länge wie das Atrium, hindert dieses aber dadurch nicht an seiner Umstülpung, da es nur mit dem aboralen Ende mit diesem verwachsen ist. Beim Austreten des Penis kommt ihr orales Ende unter die 8. Ventralplatte zu liegen.

Der Ductus ejaculatorius dringt an derselben Stelle, wie wir es bisher kennen gelernt haben, in das Oralstück des Penis ein und mündet in den Präpenis, der eine ganz außerordentliche Entwicklung zeigt. Er bildet einen überaus zarten elastischen Stachel mit mikroskopisch feiner Spitze (Textfig. 53), der beinahe dieselbe Länge wie der Penis hat. Seine Basis ist in zwei Wurzeln gespalten, die in die Wand der Rutenblase eingelassen sind. Die äußerste Spitze liegt in der Ruhelage in einer Falte der Rutenblase und ragt mit dieser oben aus der Penisöffnung heraus (Textfig. 51). Der Ductus mündet winklig zwischen den zwei Wurzeln in den Präpenis, wie wir es auf Textfig. 54 sehen, die nach einem Präparat mit ausgestülpter Blase gezeichnet ist. Der Präpenis zeigt ein so feines Lumen, daß es nur bei starker Vergrößerung wahrgenommen werden kann.

Textfig. 53.
Clytra quadripunctata ♂: Präpenis. Vergr. 20mal.



Textfig. 54.
Clytra quadripunctata ♂: Mündungsstelle des Ductus in den Präpenis. Vergr. 40mal.

Bei der außerordentlichen Länge der Rutenblase und des Präpenis wäre nun in der Scheide für dieses Organ gar nicht der genügende Platz, wenn nicht der Präpenis wieder im Samenleiter des Receptaculum einen Ausgang fände. Ich schloß daher daraus, daß dieser bei *Clytra* nicht gewunden sein dürfe, wie bei *Lina*, sondern gestreckt. Als ich später ein Weibchen erhielt, ergab sich nun tatsächlich der Befund, daß das Receptaculum einem langen spitzen Zipfel der Scheide aufsitzt und einen gestreckten Samengang besitzt, in den der Präpenis aller Wahrscheinlichkeit nach bis zur Samenkapsel hinauf eingeführt wird, und so das Sperma direkt an seinen Bestimmungsort befördert wird. Diese auffallende Anpas-

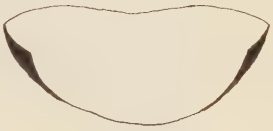
sung der beiden Geschlechter aneinander ist mir auch ein Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht über den Copulationsvorgang, wie ich ihn bei *Lina populi* entwickelt habe.

Merkwürdig ist es, wie das Sperma die Capillarwirkung überwinden und das überaus feine Lumen des Präpenis passieren kann. Wir können uns dies nur dadurch vorstellen, daß das Capillar schon vor der Begattung mit einer Secretflüssigkeit angefüllt ist.

2. Funktion und Muskulatur.

Während bei allen von mir untersuchten Käfern der Copulationsapparat im Körper gedreht liegt, was auch Demandt (1912) bei *Dytiscus* und Kerschner (1913) bei *Tenebrio* hervorhebt, finden wir den Penis von *Clytra* im Abdomen in symmetrischer Lage. Der Hinterleib ist dementsprechend gewölbt und etwas nach unten gebogen, sodaß der Penis in dieser aufrechten Stellung Platz findet.

Namentlich das 7. Tergit zeigt eine große Wölbung, die den ganzen hinteren Teil des Abdomens überdacht (Textfig. 56). Unter diesem liegt die 8. Dorsalplatte, an der die 9. nur als ein schmaler Streifen erhalten ist. Ebenso ist die 6. Ventralplatte zugunsten der 5. zu einer Haut reduziert, die nur an den beiden Ecken eine Verstärkung zeigt; die aber wegen ihrer Longitudinalmuskeln noch deutlich als Sternit zu erkennen ist (Textfig. 55).



Textfig. 55.

Clytra quadripunctata ♂: Sechstes Sternit. Vergr. 20mal.

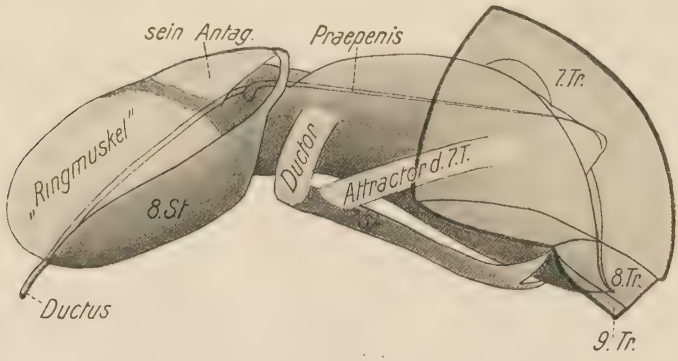
An das 7. Tergit setzen sich zwei starke Muskelstränge an, die dieses mit dem oralen Teile des grätenförmigen 7. Sternits verbinden (Textfig. 56). Durch ihre Kontraktion pressen sie das 7. Tergit fest auf die Genitalöffnung. Gleichzeitig wird dabei das 6. Sternit ein wenig aboralwärts gezogen, wodurch die Ränder des Atriums aneinander gepreßt werden. Der Muskel entspricht also dem Attractor der 9. Dorsalplatte bei *Lina populi*.

Wegen der symmetrischen Lage des Penis hat auch der Ductor im Vergleich zu dem von *Lina populi* und *Plateumaris cericea* eine Abänderung erfahren. Da er nicht gleichzeitig die Funktion des Drehens zu verrichten hat, so ist er paarig, bilateral-symmetrisch. Er entspringt rechts und links von dem oralen Teil der Gräte oberhalb der Ansatzstelle des Attractors der 7. Dorsalplatte und setzt dicht hinter dem 8. Sternit aboralwärts von diesem am Atrium an.

Wir haben also hier den weiteren Unterschied zu konstatieren, daß

nämlich der Muskel bei *Lina* und *Plateumaris* am 8. Sternit, bei *Clytra* aber am Atrium angewachsen ist. Wenn ich aber vorausschicken darf, worauf ich im vergleichend morphologischen Teile zurückkomme, daß sich nämlich das Atrium bis zum oralen Rande des 8. Sternits fortsetzt, also seine ganze Oberfläche überzieht, so müssen wir ebenso auch den Ductor von *Lina* und *Plateumaris* als am Atrium angewachsen bezeichnen, wie bei *Clytra*. Es besteht also nur der Unterschied, daß bei letzterer die Muskelansatzstelle etwas mehr aboralwärts liegt. Wir haben mithin in diesem Muskel ein Homologon zu dem Ductor, den wir bei den bisher beschriebenen Arten kennen gelernt.

Endlich habe ich noch einen dritten Unterschied zu erwähnen, daß sich nämlich der Ductor von *Clytra* in der Ruhelage des ganzen Apparates auf dem »toten Punkt« befindet, insofern seine Ursprungs- und An-



Textfig. 56.

Clytra quadripunctata ♂: Copulationsapparat mit Muskulatur. (Die letzten Segmente durchsichtig gedacht, um die darunter liegenden Teile erkennen zu lassen. Ebenso die Lage des Ductus und Präpenis eingezeichnet.) Vergr. 20mal.

satzstelle bereits in größtmöglicher Nähe liegen, der Muskel selbst also die größte unter der gegebenen Organisation mögliche Kontraktion aufweist. Er kann daher auch beim Austreiben des Penis nicht in Betracht kommen. Dieser Funktion bedarf es aber bei *Clytra* nicht, da der Penis in der Ruhelage schon vor der Öffnung liegt. Der Blutdruck genügt also von Anfang an zur Emission. Demnach dient hier der Ductor lediglich dem Zurückziehen des Penis.

Der »*Ringmuskel*« setzt an den Rändern der 8. Ventralplatte an und wölbt sich über das orale Ende des Penis, an dessen Oberseite er befestigt ist. Durch seine Kontraktion wird zur Blutstauung bei der Copulation das 8. Sternit auf die Öffnung gedrückt. Zum Abheben dieser Platte dient wieder ein Antagonist, der von den hebelartigen

Armen der 8. Platte zur Oberseite des Penis verläuft, wie bei *Plateumaris*.

Die Retractoren der Rutenblase sind wie bei *Lina populi*.

Der Austreibungsvorgang geht folgendermaßen vor sich: Das Blut drückt den Penis heraus, und dieser gleitet auf den beiden Zinken der Gabel des 7. Sternits nach außen. Dabei zwingt ihn seine gebogene Gestalt ebenso wie die Gestalt der 7. Dorsalplatte in der Richtung nach unten und vorn. Das orale Ende des 7. Sternits kommt dabei unter das 8. zu liegen.

Die Retraction kann der Ductor allein bewerkstelligen, da sein »toter Punkt« ja erst in der Ruhestellung erreicht wird. Wahrscheinlich aber wird er durch die sehr kräftigen Attractoren des 7. Tergits dadurch unterstützt, daß das 7. Tergit auf die abgeschrägte Spitze drückt und so dieselbe Wirkung erzielt wird wie bei dem Repressionsmuskel bei *Lina populi*.

Allgemeiner theoretischer Teil.

Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates.

Bei Th. v. Siebold (1848) lesen wir (S. 660 Anm. 2): »Diese verschiedenen Formverhältnisse der äußeren männlichen Geschlechtswerkzeuge sind bis jetzt noch wenig von den Entomologen zur Unterscheidung verwandter Species benutzt worden und würden, wenn man sie gehörig beachtet hätte, die Aufstellung mancher schlechten Species verhindert haben. Dieselben bestimmten Verschiedenheiten der einzelnen hornigen und starren Teile der Rute machen es auch den verwandten Arten unmöglich, durch Copulation Bastardverbindungen einzugehen, indem die harten Begattungsorgane eines männlichen Insekts den gleichfalls harten Umgebungen der weiblichen Geschlechtsöffnung seiner Art so genau entsprechen, daß nur diese allein zusammen passen und sich innig miteinander vereinigen können. Léon Dufour (1825) bezeichnet daher die hornigen Copulationsorgane der Insekten ganz gut als die »garantie de la conservation des types«, und als die »sauvegarde de la légitimité de l'espèce«.

Auch Ormancey (1849) stellt die Behauptung auf, daß eine Vermischung der Arten physisch unmöglich sei durch die Verschiedenheit der Copulationsorgane, und Schmidt (1876) sagt — S. 199 — in seinem Handbuch der vergleichenden Anatomie: »Die männlichen Begattungsorgane zeigen bei den Insektenarten eine so bestimmte Form der verschiedenen sie bildenden Leisten, Platten und Zangen, daß sie ganz

genau an und in die weiblichen Geschlechtsorgane passen und schon deshalb eine Vermischung der Arten sehr erschwert ist. In neuerer Zeit ist namentlich Escherich (1892, 1) zu nennen, der auch diese Ansicht vertritt in seiner Arbeit über die »Biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten«. Er schildert zuerst den großen Formenreichtum des Copulationsapparates der männlichen Insekten, der bei jeder Species so charakteristisch sei, daß er als sicherstes Artunterscheidungsmerkmal gelten könne. Dafür, daß auch bei den Weibchen eine große Verschiedenheit in den Geschlechtsorganen bestünde, führt er als Autoren Hofmann (1890, 2), Dzietdzicki (1889, 1) und Hoffer (1888) an und kommt zu folgendem Schluß (S. 232): »Die weiblichen Genitalanhänge bilden den korrespondierenden Teil zu den männlichen; wo also in dem einen Geschlecht eine Erhöhung sich befindet, da ist in dem andern eine Vertiefung zu suchen; wenn z. B. für das Männchen die Widerhaken an den Haftklappen einen Zweck haben sollen, so müssen sich doch beim Weibchen Vertiefungen finden, in welche die Widerhaken eingreifen können; wenn das primäre Stück[1] des Männchens gebogen ist, so muß der Rutenkanal des Weibchens ebenfalls gebogen sein; wenn die Genitalanhänge des Männchens trivalvulär sind, also drei Klappen besitzen, so müssen auch beim Weibchen drei entsprechende Höhlungen vorhanden sein usw.; überhaupt müssen sich die Genitalanhänge der beiden Geschlechter ganz genau ergänzen, um bei der Copula ein kompaktes Ganzes zu bilden.« Leider beachtet Escherich nicht, daß der weibliche Geschlechtsapparat nicht nur der Copulation, sondern auch der Eiablage dient und daß auch verschiedene Verhältnisse bei dieser gewisse Verschiedenheiten im Bau des weiblichen Genitalapparates bedingen können. Inwieweit nun Verschiedenheiten der weiblichen Geschlechtsorgane mit solchen des männlichen Copulationsapparates tatsächlich korrespondieren, das läßt sich nur ermitteln, wenn man ein männliches und ein weibliches Tier daraufhin untersucht, ob sich ihre Copulationsapparate wirklich derart ineinander fügen. Das aber hat Escherich ebenso wie die älteren Autoren unterlassen[2]. Hätte sich Escherich dieser Mühe unterzogen, so würde er gesehen haben, daß im allgemeinen seine Anschauungen über eine Korrespondenz der bei-

[1] So nennt Escherich den Penis.

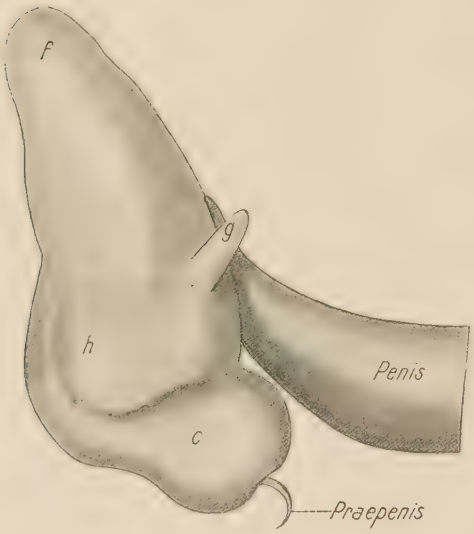
[2] Darum konnte auch seine Arbeit keine Autorität beanspruchen. Schon Verhoeff (1893, 12) — p. 213 — hält diese Ansicht Escherichs für bedenklich; auch Poljanec (1901) widerspricht ihm, wobei er sich auf Gosse (1881, 1) beruft, der bei Lepidopteren vergeblich zu jeder Eigentümlichkeit der männlichen Genitalorgane eine entsprechende Besonderheit bei dem Weibchen gesucht hat.

den Geschlechter richtig sei, daß aber im einzelnen und zwar in dem Hauptpunkte seine Vorstellungen irrtümlich waren, da der Penis nur mit der äußersten Spitze in das Weibchen eingeführt wird, eine Tatsache, auf die bisher einzig und allein Blunk (1912, S. 232) bei *Dytiscus* hingewiesen hat. Die Verschiedenheit des Penis und der Hilfswerkzeuge spielt also bei der Kreuzungsverhinderung bei den Käfern nur eine untergeordnete Rolle im Vergleich zur Verschiedenheit der Rutenblase. Daß diese eine für jede Species konstante Gestalt besitzt und mit der Scheide des Weibchens bis auf das Kleinste harmoniert und daß also diese enge Korrespondenz der beiden Geschlechtsapparate hauptsächlich in dieser Übereinstimmung begründet ist, ist eine bisher völlig unbekannte Tatsache. Zwar wäre es sehr wohl denkbar, daß eine kleinere Species trotzdem die Rutenblase in die größere Scheide einführen könnte. Dann aber würde der Präpenis nicht vor die Mündung des Receptaculum gelangen und so eine Befruchtung trotzdem unmöglich gemacht werden, weil die Spermatozoen nicht allein den Weg in das Receptaculum finden würden.

Daß wirklich heterogene Paarungen von Insekten versucht werden, ist vielfach beobachtet worden. Escherich schreibt (1892, 1, S. 234) von einer Elateride, die in Copula mit einer Chrysomelide (*Orina*) und einer Sesiide, die in Copula mit einer Wespe angetroffen sei. Auch Hoffer (1888) hat derartige Beobachtungen bei Hummeln gemacht, Blunk (1912) bei Dytisciden; und ich selbst habe *Gastrophysa viridula* (Weibchen) zweimal in Copula mit einer Curculionide (Männchen) gefunden. Daß *Lina populi* (Männchen oder Weibchen) mit *Lina tremulae* (Weibchen oder Männchen) in Gefangenschaft Begattungsversuche machten, war mir eine alltägliche Erscheinung. Die Copulation gelang auch ohne Schwierigkeiten, da der Bau des Penis bei beiden Species fast vollkommen übereinstimmte. Ich untersuchte daher auch die Rutenblase von *Lina tremulae*. Das Resultat dieser Untersuchungen veranschaulicht die Textfig. 57, wenn wir sie mit Textfig. 27 vergleichen. Während bei *Lina populi* die Rutenblase sich oralwärts umbiegt, ist sie bei *Lina tremulae* gestreckt. Trotzdem lassen sich Homologa finden, die auf die nahe Verwandtschaft hinweisen, wenn auch in starker Abänderung; so z. B. das Ende *f* und die beiden Zipfel *g*. Man vergleiche ferner die Punkte *h* und *c*. Der Präpenis liegt wie bei *Lina* zwischen zwei Vorsprüngen, ist aber dünner und steht von der Rutenblase ab. Gern hätte ich sämtliche Species von *Lina* auf ihre Rutenblase hin untersucht, aber wegen der ungünstigen Witterung des letzten Sommers

habe ich außer *Lina populi* und *tremulae* trotz der erdenklichsten Mühe auch von auswärts nichts erhalten können. Aber auch schon dieses treffliche Beispiel erlaubt die Schlußfolgerung, daß auch zwischen andern nahe verwandten Arten eine fruchtbare Copula durch die Verschiedenheiten der in jedem Falle komplizierten Rutenblase und ihres weiblichen Negativs ausgeschlossen ist.

Um bei meinen Resultaten ganz sicher zu gehen, habe ich noch folgenden Versuch zur Nachprüfung gemacht. Ich zog *Lina populi* und *tremulae* aus Larven, um so ganz genau zu wissen, daß die geschlüpften Käfer auch noch unbefruchtet waren und machte dann mit diesen Tieren Kreuzungsversuche. Wohl konnte ich oft eine Copula beobachten, aber niemals fand ich hernach im Receptaculum der Weibchen Sperma. Ähnliche Versuche hat Hoffer (1888) mit Hummeln gemacht, wobei er feststellte, daß bei diesen wegen der Verschiedenheit der Genitalien nicht einmal eine Einführung des Penis stattfinden konnte, geschweige denn eine ejaculatio seminis, wie er sich an mehr als 100 Fällen überzeugt hat. Wenn auch der Bau des Copulationsapparates bei diesen Insekten ein völlig andrer zu sein scheint als bei den Käfern, so ist also auch bei diesen das Prinzip der Formanpassung durchgeführt, wie es auch Bruel bei der Diptere *Calliphora* nachgewiesen hat, bei der Vorsprünge des Penis in die dazu gehörigen Vertiefungen der Scheide passen.



Textfig. 57.

Lina tremulae ♂: Aboraler Teil des Penis mit ausgestülpter Rutenblase. Vergr. 20mal.

Escherich hat nun eine Erklärung für diese Erscheinung gesucht und schließt sich der Ansicht von Kraatz (1881, 2) an, daß diese individuelle Ausbildung der Begattungsorgane die »Reinerhaltung der Art« zum Zwecke habe. Für die Ursache weiß er sich keine andre Erklärung als die »Annahme einer unbekannten Kraft«, und diese Kraft nennt er das »Prinzip der Reinerhaltung der Art«. Er setzt also für ein Un-

bekanntes ein andres Unbekanntes, wodurch die Frage der Lösung um keinen Schritt näher gebracht wird. Meiner Ansicht nach gibt die beste Lösung für die Ursache die Zuchtwahltheorie: Nur solche Tiere konnten die fruchtbarste Copula eingehen, deren männlicher und weiblicher Genitalapparat am besten miteinander harmonierten, während die Zwischenformen allmählich ausstarben.

Vergleichende morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates.

Gleich zu Anfang meiner Untersuchungen brachte mich die Gestalt des Penis auf den Gedanken, ob wir es hier nicht mit einem umgewandelten Sternit zu tun haben könnten, zumal es seit Stein (1847) außer Zweifel gestellt ist, daß die Platten, die die weibliche Scheide umrahmen, umgewandelte Sternite sind. In der Literatur findet sich hierüber keine weitere Angabe als die Behauptung Verhoeffs (1893, 12, S. 224), daß der weibliche Apparat aus Segmentplatten bestehe, der männliche jedoch nie, eine Behauptung, die schon deswegen stutzig machen muß, weil die Zahl der sichtbaren Ventralplatten bei Männchen und Weibchen übereinstimmt; es müßten also die Platten, die beim Weibchen den Legeapparat bilden, beim Männchen verschwunden sein. Es war nun für meine diesbezüglichen Untersuchungen zunächst notwendig, festzustellen, ob man eine allen Käfern gemeinsame Segmentzahl annehmen darf.

Die sich widersprechende Literatur bietet keinen Anhalt, da sie zum Teil von Autoren beherrscht wird, die das völlige Verschwinden einzelner Segmente annehmen, ohne dafür einen unanfechtbaren Beweis zu liefern. Urheber dieser Auffassung ist Strauss-Dürkheim (1828) und ihr jetziger energischster Vertreter: Verhoeff. Die entgegengesetzten Ansichten der verschiedenen Autoren sind in der Heymonschen Arbeit »Der morphologische Bau des Insektenabdomens« (1899) in dankenswerter Weise übersichtlich zusammengestellt, so daß ich von einer Wiederholung der Einzelheiten absehen kann. Die Autoren schwanken danach zwischen den Zahlen neun bis elf. Die Zahl elf kommt dadurch zustande, daß ein Teil der Autoren auf die Zahl der Segmente zurückgreift, die im Embryo angelegt werden; und diese Zahl ist, wie auch spätere embryologische Untersuchungen (Graber, 1890) bestätigt haben, in der Tat elf für den Käferembryo, ebenso wie für den der Orthopteren (Heymons, 1895). Deswegen sah sich Berlese (1909) in seiner umfangreichen Monographie veranlaßt, als Grundzahl für die Segmente der Insekten überhaupt die Zahl elf anzugeben.

Diese rein theoretische Grundzahl hat aber für unsern Zweck keine Bedeutung, da bei der Larve bereits nie mehr diese Zahl gefunden wird.

Bezüglich der letzteren schwanken die Angaben der Autoren zwischen 9 und 10. Schaum[1] (1863) tritt für 9 Abdominalsegmente ein. S. 251 heißt es: »Bei den Insekten mit vollkommener Verwandlung wird dies schon durch die Tatsache bewiesen, daß keine Larve mehr als neun Hinterleibsringe hat. Newport und Westwood legen zwar den Larven der *Hymenoptera aculeata* und der Maikäfer zehn Hinterleibssegmente bei, indem sie von 14 Körpersegmenten derselben 1. Kopf, 2. bis 4. Thorax, 5. bis 14. Abdomen sprechen, ebenso wie einige Lepidopterologen ein 14. (Anal-)Segment der Raupen annehmen, es ist aber längst von Erichson und Stein (S. 23) nachgewiesen, daß dieses vermeintliche zehnte Hinterleibssegment nichts andres als der nach außen umgestülpte After ist und dem Nachschieber vieler Käferlarven, der nirgends als Segment betrachtet wird, analog ist.« Auch Saling (1907) stellt die Zahl 9 für die Abdominalsegmente des Mehlwurms auf.

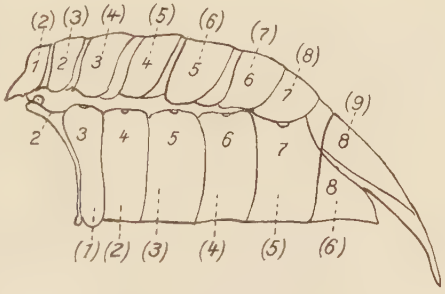
Verhoeff dagegen schreibt (1893, 9 S. 121): »Ich behaupte, daß alle Insekten zehn Abdominalsegmente besitzen.« Um diese Behauptung zu beweisen, erklärt er den sogenannten »Nachschieber« der Käferlarven für ein Segment, ohne diese Behauptung jedoch beweisen zu können. Kerschner (1913) will ein 10. Segment aus einem Paar abdominaler Anhänge konstruieren.

Nach Kenntnisnahme dieser Literatur war ich geneigt, auch meinerseits die Segmentzahl 9 für das Abdomen der Käferlarven anzunehmen, zumal an den von mir untersuchten Species von einem 10. Abdominalsegment nichts zu erkennen war (*Lina populi*, *Lina tremulae*, *Gastrophysa viridula*, *Tenebrio molitor*). Indessen zeigen neuere Untersuchungen von Brass (1914), daß bei einigen Käferlarven tatsächlich das 10. Abdominalsegment noch vorkommt; so fand Brass bei der Chrysomelide *Galerucella viburni* noch ein 10. Segment (dort Taf. IV, Fig. 6). Seinen weiteren Ausführungen kann ich jedoch nur zum Teil beistimmen.

Brass wendet sich dagegen, daß der »Nachschieber«, wie Müller mit andern Autoren annimmt, ein Stück des Enddarms sei. S. 109 sagt er: »Wenn man bei oberflächlicher Betrachtung zu dieser Anschauung kommen konnte, so führt uns ein Studium der Ringmuskulatur des Intestinalkanals und der Retraktoren zu der Überzeugung, daß der ausgestülpte Teil nicht eigentlich dem Darm angehört,

[1] Schaum ist in der Zusammenstellung von Heymons (1899) nicht mit aufgeführt.

sondern ein sekundär eingestülptes Stück der modifizierten äußeren Körperhaut[1] darstellt.« Die Darmringmuskulatur setzt sich nämlich nicht in dem »Nachschieber« fort, sondern endet schon vorher (Brass 1914, Taf. IV, Fig. 2). Bis dahin stimme ich mit Brass überein, aber nicht so weit, daß nun dieses eingezogene, dünnhäutige, gelappte Organ das verschwundene 10. Segment sei. Der Autor sucht dies an der Längsmuskulatur zu beweisen. Die Retractoren hält er — wohl nicht mit Unrecht — für homolog mit der Intersegmentalmuskulatur und schließt daraus, daß das Stück, an dem diese aboralwärts ansetzt, das ausgefallene 10. Segment sei. Er läßt aber dabei unbeachtet, daß diese Intersegmentalmuskulatur, wie es auch aus seinen eigenen Abbildungen ersichtlich ist, nicht in erster Linie an den Segmenten selbst, sondern an den Intersegmentalhäuten befestigt ist. Daraus folgt aber, daß die weiche, ausstülpbare Haut als die Verbindungshaut zwischen After und Analsegment zu betrachten ist. Für diese meine Auffassung spricht auch, daß gleichzeitig mit diesem »Nachschieber« ein wirkliches 10. Abdominalsegment auftreten kann (*Galerucella viburni*). Die Annahme von Brass, daß sich hier das Segment nur zur Hälfte verwandelt habe, erscheint doch recht unwahrscheinlich. Im übrigen findet sich für die Annahme, daß wir es bei dem »Nachschieber« mit einer umgewandelten Zwischenhaut zu tun haben, ein Analogon bei der Imago an der Rutenblase, wie wir später sehen werden (S. 80—82).



Textfig. 58.

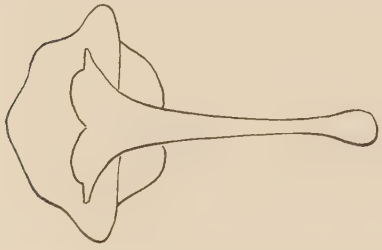
Melolontha vulgaris ♂ + ♀: Abdomen nach Strauss-Dürkheim (1828). (Die in Klammern angegebenen Zahlen sind diejenigen unserer Zählung.)

Soviel aber dürfen wir auf jeden Fall feststellen, daß das 10. Segment als solches bei den Käferlarven eine starke Neigung zum Ausfall zeigt. Bei der Imago, bei der die Segmente in Tergite und Sternite zerfallen, habe ich immer nur neun feststellen können, die zum Teil in das Körperinnere zurückgezogen sind, wo sie die Funktion eines Endoskeletes zu erfüllen haben. Wenn man aber einmal diese versteckten Segmente gefunden hat, dann kann man bei allen Käferimagines die Zahl neun wiederfinden; jedoch nur bei den Dorsalplatten.

[1] Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben.

Ventralplatten findet man stets nur sechs. Es ergibt sich also die konstante Differenz von drei Platten.

Diese Differenz von drei Platten haben einige Autoren dadurch zu erklären gesucht, daß sie, wie bereits kurz erwähnt, vorn einen Ausfall von Sterniten annahmen. Strauss-Dürkheim (1828) gibt daher für das Maikäferabdomen folgende Erklärung: Da er das erste versteckte Tergit[1] nicht gefunden, so zählt er nur die acht sichtbaren Rückenplatten (Textfig. 58, die richtigen Plattenbezeichnungen habe ich in Klammern neben die von Strauss-Dürkheim gesetzt). Da nun das letzte sichtbare Sternit unter dem 8. Tergit liegt, so bezeichnet er auch dies Sternit als 8. und zählt von da an rückwärts, und kommt so bis zur Zahl drei. Dieses Sternit glaubt er aber nun aus zwei Platten verwachsen und zeichnet daher auch eine deutliche Grenze. Diese Grenze ist aber in Wirklichkeit nicht vorhanden, wovon man sich leicht bei jedem Maikäfer überzeugen kann. Trotz dieser seiner künstlichen Zusammensetzung des ersten Sternits aus zwei Platten fehlt aber Strauss-Dürkheim immer noch sein erstes Sternit; und da greift er nun zu der Annahme, daß dieses erste Sternit ausgefallen sei.



Textfig. 59.
Melolontha vulgaris ♂: Siebentes Sternit nach Strauss-Dürkheim (1828).

Da nun außerdem nach seiner Auffassung das Abdomen des Engerlings zehn Segmente hat, so glaubt er sie auch bei der Imago nachweisen zu müssen: Vor dem ersten sichtbaren Tergit glaubt er eins mit dem Metathorax verbunden. (Daß tatsächlich noch eins vorhanden ist, werde ich später zeigen; es ist jedoch nicht mit dem Metathorax verwachsen, sondern in das Innere des Abdomens eingezogen). Für dieses Tergit nimmt Strauss-Dürkheim ein weiteres geschwundenes Sternit an. Ein paar chitinige Punkte neben dem After — die ich nicht habe ermitteln können — sind für ihn der Rest des 10. Tergits, und das zum Copulationsapparat verwendete 7. Sternit (Textfig. 59) ist für ihn das 10. Eine nach seinen Angaben aufgestellte Formel für das Maikäferabdomen hätte also folgendes Aussehen:

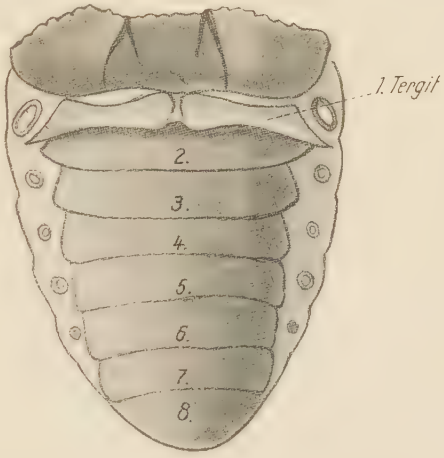
(1) 2 3 4 5 6 7 8 9 (10)[2]
[1] [2] 3 4 5 6 7 8 9 (10).

[1] Auf die Lage des ersten Tergits komme ich noch zu sprechen.

[2] Die nicht ohne weiteres als solche erkennbaren Tergite oder Sternite setze

Ausgehend von den niederen Insektengruppen sucht in neuerer Zeit Verhoeff die Zehngliedrigkeit des Käferabdomens zu beweisen und will auch bei manchen Käfern die Spuren eines 10. Tergits gefunden haben. Wenn ich auch die Zehngliedrigkeit des Abdomens für einige Käfergruppen theoretisch nicht als ausgeschlossen betrachte, so halte ich sie doch nicht für genügend begründet. Sollte sie aber dennoch richtig sein, so bleibt eine Differenz von drei immer noch den Sterniten gegenüber bestehen, soweit man nicht bereits das von mir als 7. bezeichnete Sternit als ein solches erkannt hat, wie es Strauss-Dürkheim[1] und — bei einigen Gruppen — auch Verhoeff getan. Im letzteren Falle besteht die Differenz von zwei Platten, und diese beiden Sternite glauben die Autoren vorn ausgefallen.

Diesen Sternitausfall brauchen wir aber nicht anzunehmen, wenn es uns gelingen sollte, die beiden fehlenden Sternite im Copulationsapparat wiederzufinden. Dann hätten wir also tatsächlich in dem ersten versteckten Sternit das wahre erste, in dem folgenden sichtbaren das zweite. Wie nun auf Textfig. 14 ersichtlich, liegt dieses aber unter dem 4. Tergit; es muß also eine Verschiebung der Rücken- und Bauchplatten gegeneinander stattgefunden haben, wie es bereits Stein (1847) bei dem weiblichen Käfer nachzuweisen versucht hat. Eine Formel für *Lina populi* würde demnach folgendermaßen aussehen:



Textfig. 60.

Lina populi ♂ u. ♀: Rückendecke des Abdomens von der Ventralseite gesehen. Vergr. 7mal.

$$\frac{(1)\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7\ \begin{matrix}8\\9\end{matrix}}{(1)\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6}$$

ich in (. . .), während die angeblich ausgefallenen in [. . .] stehen. Von den Tergiten ist (1) das, welches St. D. mit dem Metathorax verbunden glaubt, (10) das, welches von einigen Punkten neben dem After repräsentiert werden soll. Von den Sterniten sollen [1] und [2] ausgefallen sein, (10) zum Copulationsapparat verwandt.

[1] Bei Str.-D. als 10.

Für meine Beweisführung, daß wir diese ausgefallenen Sternite tatsächlich im Copulationsapparat wiederfinden, werde ich zuerst bei *Lina populi* und einigen andern Käfern die neun Dorsal- und sechs Ventralplatten nachweisen, also die Differenz von drei Platten zeigen; zweitens den segmentalen Charakter der drei Stücke des Copulationsapparates feststellen.

Betrachten wir also zuerst die Rückendecke von *Lina populi*, so können wir an ihr auf den ersten Blick sieben sichtbare Platten unterscheiden (Textfig. 14); wie wir sehen werden, die 2. bis 8. Die 9. Platte ist — wie schon S. 22 erwähnt — in das Innere zurückgezogen und liegt unter der 8. (s. oben und Textfig. 26 und 15), wird aber beim Emporheben des 8. Tergits sofort sichtbar. Die 1. Platte dagegen liegt vollkommen im Körperinnern verborgen (Textfig. 60). Beachtenswert ist, daß das erste Stigma die doppelte Größe der beiden folgenden hat, und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß es aus der Verwachsung zweier Stigmen, des der ersten und des der zweiten Dorsalplatte, entstanden ist. Es ist zu verwundern, daß diese doppelte Größe des ersten Stigmas nicht schon eher zur Auffindung dieses Tergits geführt hat, welches eingeschlagen unter dem zweiten liegt, so daß sein vorderer Rand aboralwärts gerichtet ist. Man nahm allgemein an, es sei ausgefallen, wenn es nicht, wie bei den Caraben, nur zur Hälfte eingeschlagen und sein aboraler Rand von außen zu sehen ist.

Von den sechs Ventralplatten sind bei den Chrysomeliden nur fünf sichtbar. Die erste liegt auch hier im Körperinnern verborgen, ist aber trotzdem bereits von Stein als solche richtig erkannt. Sie ist zu einer schmalen Spange reduziert (Textfig. 2 und 61) und verbindet in der Tiefe die drei Vorsprünge des 2. Sternits.

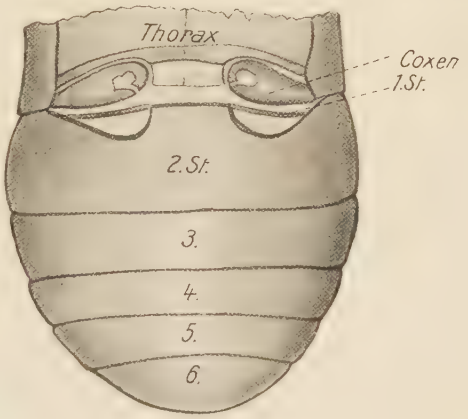
Bei allen von mir daraufhin untersuchten Käfern (*Lina tremulae*, *Plateumaris sericea*, *Donacia lineata*, *Clytra quadripunctata*, *Chrysomela graminis*, *Timarcha violaceonigra*, *Gastrophysa viridula*; *Melolontha vulgaris*, *Tenebrio molitor*, *Carabus auratus*, *Carabus nemoralis* und *Melasoma sycophanta*) liegen die Verhältnisse ähnlich. Abweichungen sind nur insoweit vorhanden, als bei einigen Käfern die bei *Lina populi* unsichtbaren Platten ganz oder zum Teil sichtbar sind. So sind bei *Melolontha* und den Caraben alle sechs ersten Bauchplatten frei sichtbar, bei den Caraben ist außerdem das 1. Tergit nur zur Hälfte eingeschlagen und bei *Tenebrio* endlich das 7. Sternit deutlich entwickelt und wird beim Herausziehen des Penis sichtbar. Diese Abweichungen beziehen sich also lediglich auf die verschiedene Entwicklung und Umwandlung der Platten, nicht aber auf ihre Zahl. Die Differenz zwischen Tergiten und Sterniten

bleibt also — wenn wir vorläufig das 7. Sternit noch nicht als solches ansehen — immer drei.

Wir werden jetzt untersuchen, ob wir diese drei fehlenden Sternite mit den drei Stücken des Copulationsapparates homologisieren können.

Die drei Stücke, die den Copulationsapparat ausmachen und die durch die Wand des Atriums miteinander verbunden sind, bilden mit diesem die direkte Fortsetzung der eingezogenen Körperwand. Sie zeigen bei den einzelnen Käfergruppen eine sehr große Formverschiedenheit. Es läßt sich jedoch leicht der Beweis ihrer Homologie führen, zu welchem Zwecke wir sie in der Reihenfolge von außen nach innen betrachten wollen.

Untersuchen wir zunächst das 7. Sternit. Hat es eine Gestalt, wie wir sie bei *Lina* und *Plateumaris* gefunden, so erkennt es auch Verhoeff als Sternit. 1893, 9 S. 127 sagt er: »Bei den Chrysomeliden erscheint die 9. Ventralplatte[1] häufig hufeisenförmig als ein dünner Chitinbogen. Meist aber sind die Seiten dieses Hufeisens in der Mitte geknickt, werden gerade und rücken gegeneinander, so daß dann eine gabelige Gräte entsteht, welche in der Mitte getrennt ist, oder verbunden. Man kann sich leicht folgende Entwicklungsreihe kombinieren: Hufeisenförmig, ungeknickt (*Lina*); hufeisenförmig, geknickt (*Donacia*); gabelig getrennt (*Chrysomela*); gabelig verschmolzen (*Timarcha*). In welcher Richtung diese Entwicklung der 9. Ventralplatte bei den Chrysomeliden erfolgt sein mag, ist vorläufig nicht sicher anzugeben.« Verhoeff beschreibt also die Formen, wie wir sie bei *Lina* und — annähernd — bei *Plateumaris* vor uns haben (Textfig. 17 und 48).



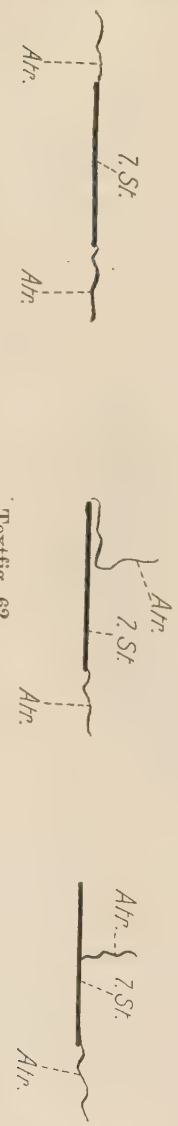
Textfig. 61.

Lina populi ♂ u. ♀: Bauchdecke des Abdomens von der Ventralseite gesehen. Vergr. 7mal.

Aber auch wenn das 7. Sternit eine derartige Abänderung erfahren hat, wie bei *Clytra*, läßt sich eine Homologie mit dem 7. Sternit von

[1] Verhoeff glaubt oralwärts zwei Sternite ausgefallen und sieht daher in dem siebenten das neunte Sternit.

Lina und *Plateumaris* nach Lage und Funktion leicht ermitteln. Bei *Clytra* ist das Sternit als eine abgeplattete Gräte ausgebildet, wie auf Textfig. 51 ersichtlich. Was hier den Segmentcharakter eventuell in Frage stellen könnte, ist der Umstand, daß sein aborales Ende nicht im Atrium eingelagert ist, sondern frei ins Innere des Körpers hineinragt. Wir können uns aber diese Bildung sehr gut erklären, wenn wir uns vorstellen, daß ursprünglich das ganze Sternit im Atrium eingelagert war, dann sich das Atrium auf der Oberseite des Sternits faltete und schließlich mit diesem verwuchs, wie es uns das Schema (Textfig. 62) veranschaulicht. Verhoeff hat in dieser Form das



Textfig. 62.

Clytra quadripunctata ♂: Schema für die Entstehung des Fortsatzes des siebenten Sternits.

Textfig. 63.

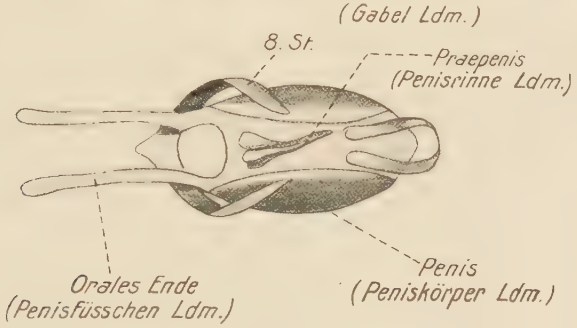
Clytra quadripunctata ♂: Schema eines Längsschnittes durch das achte Sternit.

7. Sternit nicht mehr als solches erkannt und sieht in ihm ein accessorisches Stück, dem er den Namen Spiculum gastrale beilegt, das er allerdings als vom 7. Sternit ausgehend, aber nicht mit diesem identisch ansieht. Das 7. Sternit hält er für fortgefallen (Verhoeff, 1896, 3 S. 114 und 1895, 8 S. 260). Lindemann (1875) bezeichnet dieses Organ als »Stengel«, konnte aber nicht zur Erkenntnis seines segmentalen Charakters gelangen, da er den Copulationsapparat nicht in seiner Gesamtheit betrachtete, sondern nur die einzelnen Stücke gesondert abbildete[1].

Der Plattencharakter des 8. Sternits tritt von den drei beschriebenen Chrysomeliden am deutlichsten bei *Clytra* hervor, wie aus Text-

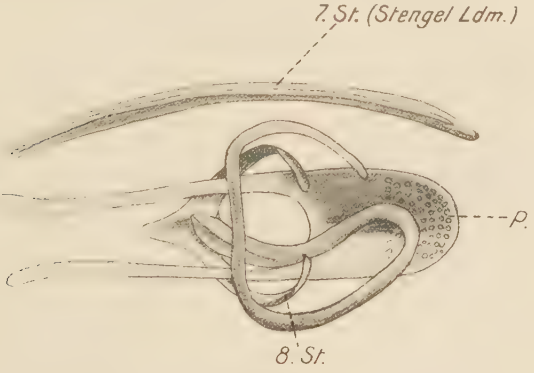
[1] Vom Maikäfer bildeten auch Strauss-Dürkheim (1828) und Boas (1893, 1) das siebente Sternit ab, ohne es als solches zu erkennen (Fig. 59). Einen besonderen Namen legen sie ihm nicht bei. Boas bezeichnet es nur als »bande chitineuse«.

fig. 51 und 52 ersichtlich. Das Atrium, von der aboralen Seite kommend, überzieht seine ganze Ventralseite und ist am oralen Rande, wie man sich an einem Kalilaugenpräparat leicht überzeugen kann, mit ihm verwachsen (Textfig. 63). Die Zwischenhaut, die das 8. Sternit mit dem Penis verbindet, ist am aboralen Rande der Platte angewachsen. Das 8. Sternit bildet also mit seiner ganzen Fläche einen Teil der



Textfig. 64.

Polygraphus pubescens ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).



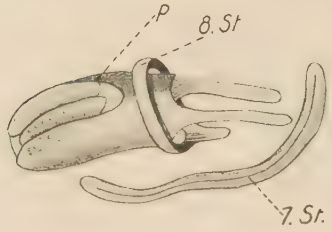
Textfig. 65.

Crypturgus pusillus ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

Atrialwand, obwohl es bei der bloßen Betrachtung den Anschein hat, als ob es nur mit dem aboralen Rande am Atrium angewachsen sei (Textfig. 51).

Bei *Lina populi* hat das 8. Sternit bereits eine Umwandlung erfahren (Textfig. 18 und 17). Der oralwärts gerichtete Zipfel steht nämlich senkrecht zur Medianebene des Penis, ebenso wie die Muskelansatzplatte, in die das 8. Sternit oralwärts endet. Eine Aufklärung

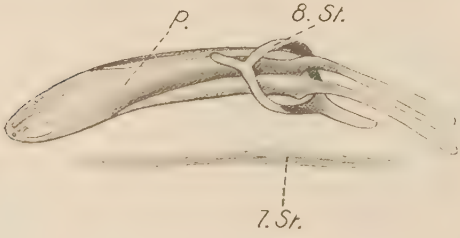
über die Entstehung dieser seitlich abgeplatteten Form des 8. Sternits geben uns die Schnittbilder durch ein frisch geschlüpftes Tier (Textfig. 29—31). Hier, wo die Bildung des Chitinskeletes noch nicht abgeschlossen ist, ist das Stück eine horizontale, d. h. frontal zum Penis gerichtete, gebogene Platte. Erst später verwachsen die gegeneinander gebogenen Flächen miteinander und stehen nunmehr vertikal zum Penis.



Textfig. 66.

Pityophthorus exculptus ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

Betrachten wir endlich das 8. Sternit von *Plateumaris* (Textfig. 46—48) mit seinem langen aboralwärts gerichteten Ausläufer, so möchte es auf den ersten Blick uns vielleicht nicht als eine Platte erscheinen. Daß aber auch dieses Organ sich darauf zurückführen läßt, dafür geben uns die Bilder, die LINDEMANN vom Penis der Borkenkäfer gegeben hat, einen vortrefflichen Anhalt (Textfig. 64—67). Hier finden wir alle Übergänge. Textfig. 64 zeigt eine einfache bandartige Platte mit einer Verbreiterung in der Mitte, die sich bei Textfig. 65 bereits zu einer längeren Spitze auszieht. Auf Textfig. 66 ist die Spitze, die der Muskelansatzplatte bei *Lina* und *Plateumaris* entspricht, noch deutlicher ausgebildet, und die beiden Schenkel haben sich um den Penis herum zu einem Ring geschlossen. Auf Textfig. 67 zeigt sich der erste Ansatz zu einem aboralen Fortsatz, wie wir ihn bei *Plateumaris* ausgebildet finden.



Textfig. 67.

Cryphalus piceae ♂: Copulationsapparat nach LINDEMANN (1875).

Aus dieser extremsten Form schloß nun VERHOEFF, daß wir in diesem Organ Gonapophysen vor uns hätten entsprechend den Ovipositoren der Weibchen andrer Insektengruppen. Er sieht daher in ihnen ein ursprünglich paariges Organ rechts und links vom Penis, das sich bald nach unten, bald nach unten und oben (»kapseliger Paramerentypus«) ausgedehnt hat. Zeigt das 8. Sternit nicht diese ausgebildete Form wie bei *Plateumaris*, so sieht er das Organ einfach als rudimentär an. 1894, 8 (S. 131) schreibt er: »Die Parameren, welche die Homologa der Ovipositores posteriores vorstellen und einem ventralen

Gliedmaßenpaar entsprechen (wie die vier Paare der Mundteile und die Antennen) fehlen bei Coleopteren (soweit bekannt) nie, sind aber in vielen Fällen einer Reduktion anheimgefallen, ja man kann sagen, daß bei mehreren Ordnungen der Coleopteren (z. B. den Caraboidea und der Familie der Chrysomeliden) geradezu eine Tendenz zum Aufgeben der »Parameren« herrscht. Aber es kommt, wie gesagt, nie zu deren völligem Schwunde«. Diese »Tendenz« zur Reduktion der »Parameren« sieht Verhoeff (1896, 3 S. 119) gerade bei den Scolytiden verkörpert, indem er sie in der umgekehrten Reihenfolge betrachtet wie ich, als ich an der Hand dieser Gruppe das Entstehen der langen Gräte von *Plateumaris* zu erklären suchte. Er sieht also das Organ (Textfig. 67) als das phylogenetisch ältere an, und bei Textfig. 64 glaubt er seine »Parameren« im völligen Verschwinden begriffen.

Auch bei Verhoeff ist der Gedanke aufgetaucht, ob wir in diesem Organ ein umgewandeltes Segment vor uns hätten. Er beantwortet diese Frage aber mit einem uneingeschränkten »Nein« (1893, 9 S. 131), und zwar

»1. wegen seiner Lage innerhalb der wie ein Handschuhfinger aus- und einstülpbaren Genitalganghaut[1],

2. weil es gerade den entgegengesetzten Anfangszustand zeigt, wie ein Segment bei Insekten«.

Textfig. 68.
Carabus nemoralis ♂: Achtes Sternit. Vergr. 20mal.

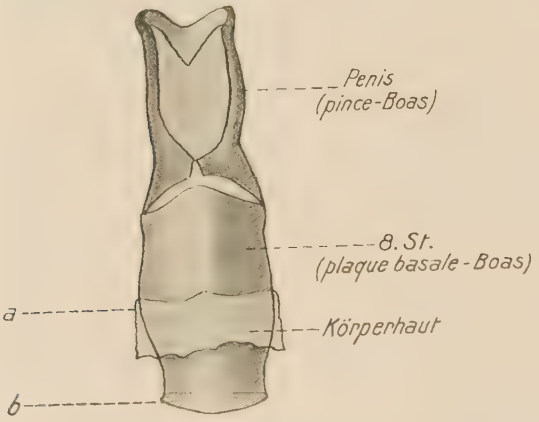
Wollen wir diese beiden Gründe prüfen. Der erste ist nicht stichhaltig. Daß dies Organ wie ein reguläres Segment im Atrium eingelagert ist, habe ich bei *Clytra* gezeigt. Und daß es sekundär einen Fortsatz in das Lumen des Atriums entsendet, spricht nicht im geringsten gegen seinen segmentalen Charakter. Ist doch die Bildung von uneingelenkten Fortsätzen eine häufige Erscheinung der Insektensegmente. (Ich erinnere nur an die *Chrysomele Hispa*.)

Der zweite Grund, den Verhoeff anführt, ist ungefähr folgendermaßen zu verstehen. Wäre dies Organ ein Segment, so müßte sein segmentaler Charakter bei den ursprünglichsten Käferformen am deutlichsten erkennbar sein. Nun zeigt aber dies Organ bei den niedrigsten Käferformen (Caraben) einen ausgesprochenen Paramerentyp, während er nur bei den höheren Formen einen Segmentcharakter trägt. Leider ist Verhoeff dabei ein sehr grober Irrtum untergelaufen. Er hält näm-

[1] Atrium genitale.

lich die Parameren, die man tatsächlich noch bei den Caraben gut ausgebildet findet, für identisch mit unsrem Organ, während sich dieses außerdem noch als eine deutliche Platte im Atrium ventralwärts vom Penis eingelagert findet, wovon ich mich persönlich überzeugen konnte (Textfig. 68). Diese wahren Parameren sind jedoch bei den meisten Käfern völlig verschwunden.

Eine Stütze für meine Beweisführung bietet in hervorragendem Maße der Copulationsapparat des Maikäfers. Ich wurde auf ihn aufmerksam durch die Arbeit von Boas (1893), nach der auch die Textfig. 69 gezeichnet ist. Hier ist unser Organ zu einer runden Kapsel umgebildet, die Boas »plaque basale« nennt. Daß wir tatsächlich in ihm ein Homologon mit unserm Organ vor uns haben, zeigt uns seine Stellung zwischen 7. Sternit und Penis. Nach dem 6. sichtbaren Sternit folgt die »bande chitineuse«. Von dort schlägt sich die Körperhaut nach innen um und setzt sich bei *a* an diesem Organ an. An einem Kalilaugenpräparat kann man sich jedoch leicht davon überzeugen, daß es von der Stelle an noch die »plaque basale« überzieht und erst an seinem oralen Rande bei *b* mit dieser verwachsen ist. An ihrem aboralen Rande setzt sich dann mittels einer Gelenkhaut die »pince« an, die dem Penis unsrer Käfer entspricht. Daß die »plaque basale« also unserm Organ homolog ist, steht demnach außer Zweifel. Auch Verhoeff glaubt diesen »kapseligen Paramerentypus« mit seinen »Parameren« gleichen Ursprungs, ohne dabei die Haltlosigkeit seiner Theorie zu erkennen. Denn daß sich ein Extremitätenpaar zu einer solchen Kapsel umbilden soll, ist viel weniger leicht denkbar, als daß die Ränder einer Platte sich so weit umbiegen können, bis sie miteinander verwachsen und so ein röhrenförmiges Organ entsteht.



Textfig. 69.

Melolontha vulgaris ♂: Copulationsapparat nach Boas (1892).

Wir kommen nunmehr zum dritten Teile des Copulationsapparates,

dem Penis, und wollen versuchen, ob wir in ihm die noch fehlende 9. Ventralplatte wiederfinden.

Bereits Haase (1889, 2) stellt fest, daß der Penis der niederen Insekten aus der äußeren Körperhaut hervorgeht, eine Angabe, die auch von Heymons (1896) bestätigt wird. 1913 zeigt Kerschner (S. 351), wie die Penisanlagen noch im Puppenstadium äußerlich sichtbar sind. Diese Beobachtungen lassen es nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß zu dieser Einstülpung ein Segment verwandt wird, ja die Beobachtung von Kerschner macht dies sogar wahrscheinlich. Einen endgültigen Aufschluß über diese Frage werden jedoch die embryologischen Untersuchungen nicht bringen können, da bei den Verwandlungen der Insekten die neue Körperhaut immer wieder selbständig unter der alten entsteht. Eine direkte Umwandlung eines Segmentes in ein andres Organ läßt sich also nicht feststellen. Dagegen glaube ich, daß unsre vergleichend morphologischen Untersuchungen darüber einige Klarheit bringen werden.

Bei unsern drei Käfern besteht der Penis aus einem rings geschlossenen Rohre. Betrachten wir aber die Oberseite des Penis von *Lina populi* (Textfig. 21), so sehen wir in der Mitte deutlich eine Naht, die auf eine Verwachsung schließen läßt. Die beiden Ränder der löffelförmigen Spitze scheinen auch auf eine umgebogene Platte hinzudeuten. Diese Anzeichen haben zwar die Frage nach dem Segmentcharakter des Penis in mir angeregt, können aber selbstverständlich allein nicht als Beweis gelten. Dagegen verschafft uns ein Blick auf die verschiedenen Penisformen, die uns Lindemann (1875) von den Borkenkäfern gegeben hat, hierüber wichtige Anhaltspunkte. Ich gebe daher einen Teil dieser Bilder, die für unsern Zweck besonders in Betracht kommen, wieder. Textfig. 65 zeigt uns einen Penis von *Crypturgus pusillus*, von dem Lindemann (S. 245) schreibt: »Dieser Körper ist hier sehr wenig entwickelt, so daß er nicht die gewöhnliche Gestalt einer Rinne, sondern die einer abgerundeten schaufelförmigen Platte hat.« Auch *Crypturgus cinerius* Herbst hat nach Lindemann (S. 245) eine derartig plattenförmige Gestalt, während *Pityophthorus exculptus* Ratzb. (Textfig. 66) bereits einen zu einer geschlossenen Röhre verwachsenen Penis besitzt. Nur die auf der Oberseite befindliche Öffnung läßt noch den Plattencharakter erkennen. Dazwischen finden sich alle Übergangsstufen, von denen ich hier nur zwei angebe: die von *Cryphalus piceae* (Textfig. 67) und *Polygraphus pubescens* (Textfig. 64). Ob man bei Pithyophthorus (Textfig. 66) auch wie bei *Lina populi* noch die Verwachsungsnaht wahrnehmen kann, gibt Lindemann nicht an, ist auch

aus seiner Abbildung nicht zu ersehen[1]. Bei *Plateumaris* habe ich eine Verwachsungsnaht nicht konstatieren können, was aber meiner Hypothese nicht widerspricht, denn ebensogut wie die Ränder so innig miteinander verwachsen können, kann auch phylogenetisch die Verwachsungsnaht schwinden. Verhoeff kann also seine Theorie nicht stützen, wenn er 1893, 9 (S. 132) schreibt: »Der Penis zeigt also gerade, wie die Parameren, einen Anfangszustand, welcher zu dem eines Segments bei Insekten im Gegensatz steht. Bei den Segmenten der Insekten handelt es sich anfangs stets um mehrere Bestandteile. Der ursprüngliche Penis[2] dagegen ist ursprünglich einfach ein rundes chitinisiertes Rohr.« Verhoeff denkt bei dem »chitinisierten Rohr« an den Caraben-Penis, hat aber nicht beachtet, daß gerade bei diesem Penis (ich untersuchte *Carabus nemoralis*) eine sehr deutliche Verwachsungsnaht vorhanden ist. Außerdem bieten aber gerade die Caraben einen Anhalt für den Plattencharakter des Penis, da bei diesen ein Paar eingelenkter Gonapophysen daran sitzen. Und da, wie Verhoeff selbst behauptet und wie es durch die embryologische Untersuchung von Heymons wahrscheinlich ist, diese Gonapophysen auf rudimentäre Gliedmaßen zurückzuführen sind, so kann das Organ, auf dem sie eingelenkt sind, wohl nur ein Sternit sein.

Textfig. 70.

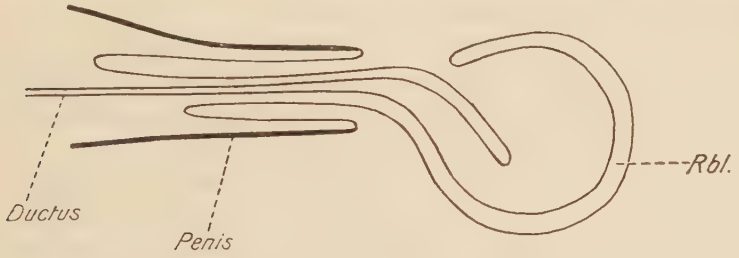
Dytiscus marginalis ♂: Rutenblase, gezeichnet in Anlehnung an Blunk (1921) (»Penisdeckapparat«).

Nachdem wir nunmehr als richtig annehmen dürfen, daß wir in dem Penis ein umgewandeltes Sternit vor uns haben, ist es nicht schwer, auch für die Rutenblase eine richtige Erklärung zu finden. Man nahm bisher an, daß sie eine Erweiterung des Ductus ejaculatorius sei. Betrachten wir dagegen das Schnittbild (Taf. I), so sehen wir, daß sich das Chitin der Rutenblase deutlich von dem des Ductus unterscheidet. Während wir im Ductus glattes »blaues« Chitin haben, zeigt das der Rutenblase eine ausgeprägte Zähnelung auf einer weichen durch-

[1] Dagegen zeigten sämtliche Formen des Cetoniidenpenis diese Naht, wie aus Taf. I von Kraatz (1881, 3) hervorgeht.

[2] Ich möchte dem Leser die Definition nicht vorenthalten, die Verhoeff (1893, 9, S. 121) von dem Penis giebt: »Manche Forscher haben sich damit abgequält, zu erläutern, was denn eigentlich als Penis zu bezeichnen sei. Ich denke, daß die Klarstellung der Parameren auch schon den Begriff Penis klargestellt hat. Das Organ ist Penis, welches (je nach der Lage der Parameren) zwischen, unter, über, oder innerhalb derselben liegt.«

sichtigen Haut (aus Acidochitin bestehend), eine Struktur, die eine Homologie des Ductus mit der Rutenblase als ausgeschlossen erscheinen läßt. Es liegt daher die Wahrscheinlichkeit nahe, daß wir in der Rutenblase nicht den erweiterten Ductus, sondern einen eventuell sekundär eingestülpten Teil der Körperoberfläche vor uns haben; umsomehr als der Ductus meist stark von der Rutenblase abgegrenzt ist; wie wir sehen werden, viel schärfer als die Rutenblase zum Penis. Unter dieser Voraussetzung läßt sich auch der »Penisdeckapparat«, den uns Demandt bei *Dytiscus* beschreibt, mit unsrer Rutenblase homologisieren. Dieser »Penisdeckapparat« ist eine häutige Faltung, die dorsalwärts dem rinnenförmigen Penis anliegt (Textfig. 70) und die durch Blut aufgebläht die Form einer Kappe annimmt und so einen Hohlraum bildet, in dem die Spermatophore entsteht. Am Grunde dieser Falte mündet



Textfig. 71.

Melolontha vulgaris ♂: Rutenblase nach Boas (1912) (»vésicule de la verge«).

der Ductus (Textfig. 70). Eine derartige ventrale Ausbauchung zeigt die Rutenblase auch beim Maikäfer (Textfig. 71), die Boas (1893) unter dem Namen »vésicule de la verge« beschrieben hat. Sie liegt jedoch innerhalb des rings geschlossenen Penis und bildet so eine Übergangsform zwischen der »Rutenblase« von *Dytiscus* und der unsrer Käfer.

Wie schon erwähnt, setzt sich der Ductus ejaculatorius von der Rutenblase scharf ab. An der Einmündungsstelle hat sich noch ein besonderes Organ herausgebildet: der Präpenis. Allem Anschein nach ist dieser eine spezielle Neubildung, die nicht allen Käfern zukommt. Lindemann bildet ihn bei den Scolytiden ab (Textfig. 64) und nennt ihn Penisrinne, Stein beschreibt ihn bei *Cassida* als »trichterförmigen Aufsatz.« Bei manchen Arten kann er eine außerordentliche Entwicklung zeigen, so z. B. bei unsrer *Clytra* und bei den Coccinelliden, wo Verhoeff ihn unter dem Namen »Sipho« beschreibt (1895, 7)[1]. Auch

[1] Verhoeff kennt dies Organ nur bei den Coccinelliden und sieht sich daher veranlaßt, dieser Gruppe (1895, 8, S. 215) den Namen »Siphonophoren« (!) beizulegen. Der Rutenblase gibt er für diese Gruppe auch einen besonderen Namen und nennt sie »Siphonalhaut« (1895, 7, S. 60).

bei *Tenebrio* zeigt der Praepenis eine ziemliche Stärke. Daher kommt es, daß KERSCHNER, der ihn 1913 beschreibt, ihn als den Penis selbst ansieht und sich damit in Übereinstimmung mit den andern Autoren glaubt. Den Penis selbst hält er daher für die »Parameren« VERHOEFFS und die »Valven« ZANDERS, ein Irrtum, der dadurch entschuldbar ist, daß KERSCHNER keine andern Käfergruppen zum Vergleich untersucht hat. Daß dieses von KERSCHNER unter dem Namen »Penis« beschriebene Organ tatsächlich dem von mir aufgestellten Terminus Praepenis entspricht, zeigt schon eine Zählung der Segmente: sechs sichtbare Bauchplatten, 7. und 8. Sternit, das nächstfolgende Organ, das KERSCHNER als ein Doppelstück (Cardo + Valven) betrachtet, entspricht dem 9. Sternit, also dem von allen bisherigen Autoren als »Penis« bezeichneten Organ. Der »Penis« KERSCHNERS bleibt also als accessorisches Stück übrig und entspricht somit dem Präpenis.

Eine andre Frage wäre freilich die, ob es nicht richtiger wäre, mit der alten Nomenklatur zu brechen, den Penis als 9. Sternit zu bezeichnen und dem accessorischen Stück den Namen »Penis« beizulegen, wozu KERSCHNER durch falsche Homologisierung geführt wurde. Dies ist aber abzulehnen, da, wie wir bereits gesagt, das Organ nur bei den Käfern vorkommt, bei denen das Sperma auf direktem Wege in das Receptaculum befördert werden soll. Es fehlt wahrscheinlich aber bei allen Arten, die das Sperma in einer besonderen Kapsel absetzen. Wir werden daher weiter das Organ als Penis bezeichnen, das in beiden biologischen Gruppen für die Funktion der Begattung ausgebildet, und nicht das, welches nur bei einem Teil der Coleopteren vorhanden ist.

Wie wir aus Vorliegendem ersehen können, ist es wohl möglich, das Käferabdomen unter einem morphologisch einheitlichen Schema zu betrachten, dem sich — wie ich sicher glaube — auch die bisher noch nicht untersuchten Gruppen fügen werden. In dem Copulationsapparat haben wir umgewandelte Sternite vor uns, wobei wir das Atrium, die Gelenkhaut zwischen 8. Sternit und Penis und die Rutenblase als Zwischenhäute anzusprechen haben. Auch die Longitudinalmuskulatur finden wir dabei wieder in dem Ductor (zwischen 7. und 8. Sternit), dem Ringmuskel (zwischen 8. und 9. Sternit) und den Retractoren der Rutenblase, die wie beim Nachschieber der Larven vom 9. Sternit her zur letzten Zwischenhaut verlaufen.

Die von mir angewandte zum Teil neue Nomenklatur ist so gewählt, daß man sie für alle Gruppen anwenden kann, auch wenn den

Neue Nomenklatur	1914	Chrysomeliden	Atrium genitale	7. Sternit	8. Sternit	Penis (9. Sternit)	Orales Ende des Penis	Rutenblase	Praepenis
Kerschner	1913	Tenebrio	Genitaltasche	7. Sternit	8. Sternit + 8. Terg.	Cardo + Valven		Penistasche	Penis
Blunk	1912	Dytiscus				Penis		Penisdeckapparat	
Demandt	1912	Dytiscus				Penis			
Bordas	1899,3	Timarcha			Plaque basale	Penis			
Verhoeff	1896	Scolytiden		Spiculum gastrale	Gabel (Parameren-rest)	Penis	Femora	Praeputialsack	
„	1895	Coccinelliden	Genitalhaut	9. Sternit	Parameren	Penis	Basalplatten	Siphonalhaut	Sipho
Boas	1892	Melolontha	Cloaque	Bande chitineuse	Plaque basale	Pince	Vésicule de la Verge		
Escherich	1912				Secundäres Stück	Primäres Stück			
Weise	1889	Donaciinen			Fulcrum	Penis			
Lindemann	1875	Scolytiden		Stengel	Gabel	Peniskörper	Penisfüßchen	Ductus ejaculatorius	Anker + Penisrinne
Ormancey	1849						Pédoncule		
Stein	1847				Valves	Rutenkapsel		Rutenblase	Trichter
Burmeister	1832		Praeputium						
Suckow	1828					Hornartige Hülle der Rute		Rute	Eichel

morphologisch homologen Teilen im einzelnen eine ganz spezielle Form und Funktion zukommen sollte. Würde durch diese neuen Bezeichnungen der verwirrenden Menge von Spezialnamen ein Ende gemacht, so wäre dies für die weitere Erforschung des Copulationsapparates der Coleopteren sicher von großem Nutzen. Denn es ist namentlich für den Anfänger sehr schwer, bei den verschiedenen Bezeichnungen die homologen Stücke zu erkennen. Ich gebe daher auf Seite 83 eine Übersicht über die verschiedenen Bezeichnungen, die die bisherigen Autoren verwendet haben, um durch diese Liste das Verständnis der Literatur zu erleichtern.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Innere Geschlechtsorgane.

S. 10ff. Der Hoden von *Lina populi* besteht aus zwei selbständigen Rosetten von je 14 Follikeln, die beide einen gemeinsamen Ausführungsgang haben (Textfig. 1, 2 und 5). Eine Samenblase fehlt und wird durch den relativ weiten Ausführungsgang ersetzt (Textfig. 4).

S. 17ff. Die bisher für eine Samenblase (vesicul seminal, Bordas) gehaltene Anschwellung des paarigen Ductus ejaculatorius ist ein drüsiges Gebilde, das wir als »Prostata« bezeichnen wollen (Textfig. 1, 2, 12 und 13).

S. 13ff. Das Secret der Anhangsdrüsen wird bereits im Puppenstadium und im Jugendstadium der Imago abgesondert. Zur Zeit der vollen Geschlechtsreife läßt die secretorische Tätigkeit der Drüsenwände nach. Das Secret der Anhangsdrüse besteht aus einer zähflüssigen sirupartigen Masse. Die Ausstoßung des Secrets geschieht nicht durch Muskeln, sondern durch den erhöhten Blutdruck beim Begattungsakt.

S. 15ff. An dem Ductus ejaculatorius unterscheiden wir zwei Hauptteile, den dünneren und stark chitinisierten unteren und den oberen dicken Teil, der mit einer kräftigen Muskelschicht versehen ist. Ersterer mündet in den Penis, letzterer gabelt sich oben. Jeder der beiden Arme verdickt sich am Ende zur Prostata (Textfig. 1, 2, 9, 10 und 11).

Der Copulationsapparat.

S. 20ff. Bei der Teilung der Segmente in Tergite und Sternite ist eine Verschiebung der Halbringe gegeneinander eingetreten, sodaß

z. B. das 4. Tergit über dem 2. Sternit zu liegen kommt (Textfig. 14). Das 7. und 8. Sternit sind in das Körperinnere hineingezogen und bilden einen Teil des Copulationsapparates.

S. 23. Das 7. Sternit ist als ein hufeisenförmiger Chitinbogen im Atrium genitale eingelagert (Textfig. 17). Das 8. Sternit ist dreizipfelig und umschließt mit den beiden aboralwärts gerichteten Zipfeln kreisförmig den Penis (Textfig. 18 und 17).

S. 23ff. Der Penis, der in der Ruhelage 90° um seine Längsachse gedreht ist (Textfig. 1), besteht aus einem rechtwinklig gebogenen Chitinrohr mit dorsoventral abgeplatteter Spitze und senkrecht gespaltenem oralem Teil. Verstärkt wird der Penis durch eine dem Atrium zugehörige Chitinversteifung (Textfig. 17, 19 und Taf. I).

S. 26. Die Spitze des Penis ist mit Sinneskörpern ausgestattet (Taf. I); seine dorsalwärts gelegene Öffnung ist mit einer Verschlußklappe versehen (Textfig. 21).

S. 26ff. Der Penis ist innen mit einem blasenförmigen Gebilde, der Rutenblase, ausgekleidet, die im Ruhezustande stark gefaltet ist (Textfig. 25), während der Copulation jedoch zur Öffnung heraustritt und zu einer ganz charakteristischen Gestalt anschwillt (Textfig. 27). Durch den Penis läuft der dünne Teil des Ductus ejaculatorius hindurch (Textfig. 22 und 23), der mittelst eines besonderen Mündungsstückes, dem Präpenis, durch die Rutenblase nach außen mündet (Fig. 27 und Taf. I).

S. 33f. Wie auf Taf. I ersichtlich, zeigt das Chitin bei der Doppelfärbung: Hämatoxylin, Orange G mannigfaltige Farben, aus denen man die verschiedenen Stufen der Reife, der Härte und der Elastizität des Chitins ersehen kann (s. Tafelerklärung).

Über die Muskulatur des Penis und seine Funktion.

S. 34ff. Die Austreibung des Penis und die Entfaltung der Rutenblase wird durch den erhöhten Druck der Leibesflüssigkeit bewirkt. Die Aufgabe aber, die Rutenblase bei ihrer Gestalt zu erhalten, fällt einem Muskel zu, dem »großen Ringmuskel«. Dieser umschließt das orale Ende des Penis und preßt den Spalt zusammen, sobald der Blutdruck innerhalb des Penis den Höhepunkt erreicht hat (Textfig. 28, 33, 19 und 20). Weitere Muskeln sind die »Retractoren der Rutenblase«, die diese nach beendeter Begattung ins Innere des Penis zurückziehen (Textfig. 33 und Taf. I). Ferner der »Ductor penis« mit seiner vierfachen Funktion:

Drehung nach rechts und links, Vorwärts- und Rückwärtsbewegung des Penis (Textfig. 28, 34 und 35). Drittens der Repressor penis, der den Penis nach beendeter Begattung durch Verengung des Atriums gänzlich ins Innere zurückdrückt (Textfig. 28 und 36). Und endlich die Attractoren der 9. Dorsalplatte, die die Genitalöffnung durch Aufpressen des 9. Tergits nach außen abschließen (Textfig. 36).

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

S. 47. Das ♀ unterscheidet sich vom ♂ dadurch, daß bei ihm das 9. Tergit eine einheitliche Platte bildet, während es beim ♂ in der Mitte gefaltet ist (Textfig. 39 und 16).

S. 47. Die ♀ Geschlechtsöffnung befindet sich zwischen dem 8. und 9. Sternit. Das 9. Sternit ist zweigespalten und zu einem Paar tasterartiger Organe umgewandelt (Textfig. 45). Das »Scheidenmastdarmrohr« (Stein) ist sehr kurz (Textfig. 39).

S. 48ff. Die Scheide ist sackförmig und von charakteristischer Gestalt. Eine Begattungstasche fehlt. Das Receptaculum seminis ist hufeisenförmig mit langgestreckter Anhangsdrüse. Der Eiergang ist in der Ruhelage dorsoventral abgeplattet. Die Eierstöcke mit unterständigem Eierkelch tragen je 20 Eiröhren (Textfig. 44).

Die Begattung.

S. 50f. Die Form der Rutenblase entspricht bis ins Einzelne der der Scheide. Sie entfaltet sich nach der Einführung des Penis, und ihre Wandung legt sich dicht der Scheide an. Auf diese Weise wird eine feste Verankerung erzielt (Textfig. 27 und 44).

S. 52ff. Bei der Copulation dringt die Spitze des Präpenis direkt in die Mündung des Samenganges ein, so daß das Sperma direkt vom Präpenis aus in das Receptaculum gepreßt wird (Textfig. 43).

S. 53ff. Das Secret der Anhangsdrüsen hat wahrscheinlich den Zweck, das Sperma vor sich her zu schieben und ein Zurückgleiten zu verhindern. Die Aufgabe, das Sperma zu verdünnen, hat die »Prostata«.

Der Copulationsapparat anderer Chrysomeliden.

Bei *Plateumaris sericea* und *Clytra quadripunctata* finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei *Lina populi*. Doch sind auch bemerkenswerte Abweichungen zu verzeichnen.

S. 56ff. So ist das 8. Sternit bei *Plateumaris* zu einem Greiforgan umgewandelt (Textfig. 46). Dementsprechend hat auch die Muskulatur eine Abänderung erfahren (Textfig. 48).

S. 58ff. Der Penis von *Clytra* zeigt eine außerordentliche Größe. Das 8. Sternit ist plattenförmig und bedeckt die ovale Öffnung am oralen Teil des Penis (Textfig. 51 und 52). Der Präpenis ist nadelförmig, von außerordentlicher Länge (Textfig. 53) entsprechend dem ungewundenen Samenleiter des Receptaculum seminis beim ♀. Der Penis liegt in der Ruhelage nicht seitwärts gedreht, wie bei *Lina* und *Plateumaris*, sondern symmetrisch im Abdomen.

Biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates.

S. 63ff. Auch bei nahe verwandten Arten, wie bei *Lina populi* und *Lina tremulae*, zeigt sich eine Verschiedenheit in der Gestalt der Rutenblase (Textfig. 27 und 57), sodaß auf diese Weise eine Kreuzung solcher Arten miteinander verhindert wird.

Vergleichend morphologische Erörterungen über die Phylogenie des Copulationsapparates.

S. 67ff. Bei der Imago der Käfer finden wir neun Tergite, aber bloß sechs Sternite. Die Differenz beträgt also drei. Aus drei Stücken finden wir aber auch den Copulationsapparat zusammengesetzt, und durch vergleichend morphologische Betrachtung läßt sich feststellen, daß wir es hier mit umgewandelten Sterniten zu tun haben. Der Penis selbst wird aus dem 9. Sternit gebildet. Das Atrium haben wir demnach als Intersegmentalhaut anzusehen, ebenso die Rutenblase.

Die Verhältnisse bei den ♂♂ entsprechen also denen der ♀♀, bei denen bereits Stein (1847) den segmentalen Ursprung der Genitalstücke festgestellt hat.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1669. Malpighi, Dissertatio epistolica de Bombyce, Londoni 1669.
1734. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris 1734.
1738. Swammerdam, Biblia naturae sive historia Insectorum. Leyden 1737—1738.
1811. Malinowsky, Beobachtungen außen sichtbarer Geschlechtsanhänge einiger Käfergattungen und -arten. Neue Schriften der Naturforscher in Halle. Bd. I. Hft. 6. 1811.

1815. H. M. Gaede, Beiträge zur Anatomie der Insekten. Altona 1815.
1820. J. F. Hegetschweiler, De insectorum genitalibus. Dissert. Turici 1820.
1824. M. v. Audouin, Lettre sur la Génération des Insectes. Annal. des sc. natur. 1824. Ser. 1. Bd. II. p. 281—285.
1825. 1. L. Dufour, Recherches anatomiques sur l'Hippbosque des Chevaux. Annal. des sc. natur. Bd. IV. 1825.
2. — Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Annal. des sc. nat. Bd. VII. 1825 et Bd. VIII. 1826.
1828. 1. Strauss-Dürkheim; Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris und Straßburg 1828.
2. Suckow, Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. für organ. Physik. Bd. II. S. 231. 1828.
1830. M. G. Gené, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Cryptocéphales et des Clythres. Annal. des sc. natur. Paris 1830.
1832. Burmeister; Handbuch der Entomologie. 1832.
1835. L. Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Nevroptères. Annal. des sc. natur. Bd. IV. 1835.
1837. 1. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. S. 119. 1837.
2. C. Th. v. Siebold, Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Müllers Arch. 1837. S. 381ff.
1839. Ratzeburg, Erster Nachtrag zu Ratzeburgs Forstinsekten. Bd. I (Käfer) Berlin 1839.
1842. R. Wagner, Lehrbuch der speziellen Physiologie. Erstes Buch: Von der Zeugung und Entwicklung. Leipzig 1842.
1844. L. Dufour, Anatomie des Diptères. Annal. des sc. natur. Bd. III. Zool. Hft. 1.
1847. F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monogr. d. weibl. Geschlechtsorgane der Käfer. Verlag Dunker u. Humbert. Berlin 1847.
1848. C. Th. v. Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1848.
1849. 1. M. Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'armure génitale des Insectes. Annal. des sc. natur. Bd. XII. 3. Serie. Zool. p. 353—375. Paris 1849.
2. Ormancey, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limide de l'espèce dans les Coléoptères. Annal. des sc. natur. 3. Serie. Zool. Bd. XII. 1849.
1851. L. Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces insectes. Mémoires prés. par div. sav. à l'Acad. des sc. Sc. mathématiques et phys. Bd. XI. Paris 1851.
1859. F. Leydig, Zur Anatomie der Insekten. Reicherts und Du Bois-Rémonds Arch. f. Anat. 1859.
1863. Schaum, Über die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. Arch. f. Naturgesch. S. 247. Nachtrag S. 365. 1863.
1866. F. Leydig, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. Bd. XXXIII. 1866.

1875. Lindemann, Vergleichend anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer. Bulletin de la Société. Imp. des naturalistes de Moscou. Bd. XXXXIX. 1. Teil. S. 196—252. 1875.

1876. 1. Brunner v. Wattenwyl, Die morphologische Bedeutung der Segmente, speziell des Hinterleibes bei den Orthopteren. Festschr. d. Zool.-Botan. Gesellsch. Wien 1876.

2. O. Schmidt, Handbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1876.

1878. 1. Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere (Übersetzung von Spengel). Leipzig 1878.

2. G. Kraatz, Über den wirklichen Wert der verschiedenen Bildungen der Forcepsspitzen für die spezifische Unterscheidung der Carabus-Arten. Deutsche Entomologische Zeitschr. S. 257—262. 1878.

1881. 1. H. Gosse, On the clasping-organs ancillary to generation in certain groups of the Lepidoptera. Transactions of the Linnean society 2. ser. Zool. Bd. II. London 1881.

2. G. Kraatz, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für die Systematik und Artunterscheidung. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 113—126. 1881.

3. — Über das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniden und seine Verwendbarkeit für deren scharfe spezifische Unterscheidung. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 129—142. 1881.

1883. A. Palmén, Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1883.

1884. A. Palmén, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine neue monographische Untersuchung Helsingfors. 1884.

1886. 1. C. Spichardt, Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren. Verhandl. d. Naturhist. Vereins Rheinlande. Jahrg. 43. 1886.

2. J. Weise, Die Einrichtung des Chrysomeliden- und Coccinellidenpenis. Verhandl. d. Naturforscherversamml. zu Berlin. 1886. Ent. Sekt.

1888. E. Hoffer, ... Mitteil. d. Naturwissenschaftl. Vereins f. Steiermark. 1888.

1889. 1. Dziedzicki, Revue d'espèces européennes du genre »Phronia« Winnertz. Horae soc. ent. Rossik XXIII. 1889.

2. E. Haase, Abdominalanhänge der Insekten. Morphologische Jahrb. Bd. XV. Breslau 1889.

3. J. Weise, Forcipes verschiedener Arten von Clytrinen-Gattungen mit Taf. II Fig. 14—35. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 417. 1889.

4. — Forcipes verschiedener Arten von Donaciinen usw. Deutsche Entomol. Zeitschr. S. 417—418. Taf. III. 1889.

1890. 1. V. Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten.

2. O. Hofmann, Beiträge zur Kenntnis der Butaliden. Stettiner Entomol. Zeitschr. S. 206. 1890.

1891. 1. O. Bütschli und W. Schewiakoff, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln v. Arthropoden. Biol. Zentralbl. Bd. XI. S. 33—39.

2. H. J. Kolbe, Einleitung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1891.

3. F. Leydig, Zu den Begattungszeichen der Insekten. Arb. aus d. Zool. Instit. Würzburg. Bd. X. S. 39—55.

1891. 4. J. Vosseler, Untersuchungen über glatte und unvollkommen gestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.

1892. 1. C. Escherich, Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Verhandl. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XXXXII. S. 225—240.

2. W. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.

1893. 1. J. E. V. Boas, Organe copulateur et accouplement du hanneton. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs. p. 239—261. Kopenhagen 1892.

2. Bordas, Sur l'appareil génital mâle des Hymenoptères. Comptes rend. hebd. des séances de l'acad. des sciences. Bd. CXVII. p. 746—748.

3. K. Escherich, Vorläufige Erwiderung auf Verhoeffs Kritik über meine Arbeit »Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten«. Entomol. Nachr. 19. Jahrg. S. 129—133. 1893.

4. — Zur Kenntnis der Coleopterengattung Trichodes Herbst. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd. XXXXIII. S. 149—203. 1893.

5. J. Jngenitzky, Zur Kenntnis der Begattungsorgane der Libelluiden. Zool. Anz. 16. Jahrg. S. 405—407. 1893.

6. Peytoureau, Recherche sur l'anatomie et le développement de l'armure génitale mâle des Insectes orthoptères. Comptes rend. hebd. des séances de l'acad. des sc. Bd. CXVII. p. 239—295. Paris 1893.

7. — Recherche sur l'anatomie et le développement de l'armure génitale femelle des Insectes orthoptères. Comptes rend. hebd. des séanc. de l'acad. des sc. Bd. CXVII. p. 749—751. Paris 1893.

8. C. Verhoeff, Bemerkungen zu C. Escherich: Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 33—45. 1893.

9. — Vergleichende Untersuchungen über Abdominalsegmente und Copulationsorgane der männlichen Coleoptera; ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 113—170. 1893.

10. — Erwiderung auf K. Escherichs Bemerkungen in Nr. 9 der Ent. Nachr. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 227—234. 1893.

11. — Kurze Bemerkungen über die Bedeutung der Genitalanhänge der Phylogenie. Ent. Nachr. 19. Jahrg. S. 283—285. 1893.

12. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente insbesondere die Legeapparate der weibl. Coleoptera. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 209—260. 1893.

13. — Finden sich für die Laminae basales der männlichen Coleopteren Homologa bei Hymenopteren? Zool. Anz. 16. Jahrg. S. 407—412.

14. J. Weise, Erichsons Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. 1. Abt. Coleoptera bearb. von J. Weise. 1893.

1894. 1. C. G. Calver, Käferbuch. 5. Aufl. Stuttgart 1894.

2. K. Escherich, Bemerkungen über Verhoeffs »primäre« und »sekundäre« Sexualcharaktere der Insekten. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 17—19, 32. 1894.

3. K. Escherich, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. S. 620—641. 1894.

1894. 4. O. Schwarz, J. Weise, Bemerkungen zu Herrn C. Verhoeffs Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera. (Deutsche Entom. Zeitschr. S. 113. 1893.) Deutsche Entom. Zeitschr. S. 153—157. 1894.
5. C. Verhoeff, Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 177—188. 1894.
6. — Zur vergleichenden Morphologie der »Abdominalanhänge« der Coleopteren. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 93—96. 1894.
7. — Über primäre und sekundäre Sexualcharaktere der Insekten. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 101—109. 1894.
8. — Zur Kenntnis des Hinterleibes der Cleriden. Ent. Nachr. 20. Jahrg. S. 155—157. 1894.
9. — Vergleichende Morphologie des Abdomen der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden, Melachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Arch. f. Naturgesch. 60. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 129—210. 1894.
10. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera, Heteroptera und Homoptera. Verh. Nat. Ver. Bonn. 50. Jahrg. S. 307—374. 1894.
11. — Beiträge zur Kenntnis des Abdomens der männlichen Elateriden. Zool. Anz. 17. Jahrg. S. 100—106. 1894.
12. — Zur Kenntnis der Copulationsorgane der Juliden. Zool. Anz. 17. Jahrg. S. 321—325. 1894.
13. J. Weise, Figurentafel II und die Erklärungen dazu. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 266—267. 1894.

1895. 1. L. Bordas, Appareil génital mâle des hyménoptères. Ann. sc. n. Bd. XX. p. 103—184. 1895.
2. R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1895.
3. E. Kluge, Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. Arch. f. Nat. 61. Jahrg. S. 159—198. 1895.
4. S. A. Peytoureau, Contribution à l'étude de la Morphologie de l'Armure génitale des Insectes. Thèses de doct. Bordeaux 1895.
5. O. Schwarz, Entgegnung auf Verhoeffs Erwiderung über den Copulationsapparat männlicher Coleopteren. Deutsche Entom. Zeitschr. p. 27—36. 1895.
6. C. Verhoeff, Über den Copulationsapparat männlicher Coleopteren: Erwiderung auf die Bemerkungen der Herren O. Schwarz und J. Weise auf S. 153 der Deutschen Entom. Zeitschr. Ebenda S. 65—73. 1895.
7. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von Coccinella. Zugleich ein Versuch, die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. Arch. f. Nat. Gesch. 61. Jahrg. Bd. I. Hft. 1. S. 1—80.
8. — Vergleichende morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden, Langoryiden (im alten Sinn) und über die Muskulatur des Copulationsapparates von Triplex. Arch. f. Nat. Gesch. 61. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 213—287. 1895.

1895. 9. J. Weise, Entgegnung auf Verhoeffs Erwiderung S. 65—78. Deutsche Entom. Zeitschr. S. 19—27. 1895.

1896. 1. R. Heymons, Über abdominale Körperanhänge der Insekten. Biol. Zentralbl. Bd. XVI. S. 854—864. 1896.

2. Lécaillon, Note rélative à la coque excrémentitielle des oeufs et des larves de certains Insectes en particulier du clythra quadripunctata. C. R. Soc. Biol. Paris (10). Bd. III. p. 506—510. 1896.

3. C. Verhoeff, Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Hinterleibes der Coleopteren. Arch. f. Nat. 62. Jahrg. Bd. I. Hft. 2. S. 109—144. 1896.

1897. 1. L. Bruel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Anexen von Calliphora erythrocephala. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie und Ont. Bd. X. S. 511—608. 1897.

2. R. Heymons, Bemerkungen zu den Anschauungen Verhoeffs über die Abdominalanhänge der Insekten. Zool. Anz. Bd. XX. S. 401—404. 1897.

3. F. Klapalek, Über die Geschlechtsteile der Plecopteren mit besonderer Rücksicht auf die Morphologie der Genitalanhänge. Sitzber. d. Akad. Wien. Bd. CV. S. 683—738. 1897.

4. C. Verhoeff, Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. Bd. XX. S. 263—300. 1897.

1898. 1. R. Heymons, Bemerkungen zu dem Aufsatz Verhoeffs. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 173—180. 1898.

2. C. Verhoeff, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 32—39. 1898.

1899. 1. L. Bordas, Considérations générales sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes. (Vorl. Mitteilung.) Compt. Rend. Bd. CXXIX. 1899.

2. — Recherches sur les organes génitaux mâles de quelques Cerambycidae. Annales de la Société Ent. de France. Vol. LXVIII. p. 508—515. 1899.

3. — Recherches anatomiques et histologiques sur les organes reproducteurs mâles des Chrysomelidae. Journ. Anat. Phys. Paris. 35. Année. p. 385—407. 1899.

4. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zentralbl. 6. Jahrg. Nr. 16. S. 537—556. 1899.

5. — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Acta Acad. Leop. Bd. LXXIV. 1899.

1900. 1. L. Bordas, Étude anatomique des organes générateurs mâles des Coléoptères à testicules composés et fasciculés. Comptes rend. des séances de l'Académie des sc. Bd. CXXX. Paris 1900.

2. — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (Anatomie comparée, histologie matière fécondante). Ann. sc. Zool. Bd. XI. p. 283—448. 1900.

3. v. Klinkhardt, Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. Erlanger Dissertation. Leipzig 1900.

4. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XIV. S. 135—176. 1900.

1900. 5. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII. S. 461—489.
1901. 1. L. Poljanec, Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. Zool. Institut Wien. Bd. XIII. S. 155—196.
2. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Genitalapparat. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XV. S. 385—434. 1901.
3. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. S. 192—235. 1901.
1902. 1. F. Negusar, Vorläufige Mitteilungen über die Resultate der Untersuchungen am weiblichen Geschlechtsorgan des Hydrophilus piceus. Zool. Anz. Bd. XXV. S. 607—610. 1902.
2. L. Schröder, Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden. Arch. f. Naturw. 68. Jahrg. S. 79—112. 1902.
1903. 1. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XVIII. S. 71—186. 1903.
2. C. Verhoeff, Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Zool. Anz. Bd. XXVI. S. 60—77. 1903.
3. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Z. w. Z. Bd. LXXIV. S. 557—615. 1903.
1904. H. Stitz, Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XX. S. 277—314. 1904.
1906. B. Wandolleck, Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XXII. S. 477—576.
1907. 1. Kulagin, Zur Naturgeschichte der Mücke. Zool. Anz. Bd. XXXI. S. 865—881. 1907.
2. Th. Saling, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXXXVI. 1907.
1909. Berlese, Gli Insetti. Milano 1909.
1911. G. Fuchs, Über den Penis der Borkenkäfer. V. d. Ges. d. Nat. u. Ärzte. 1911. Teil 2. S. 424—425.
1912. 1. A. Adam, Bau und Mechanismus des Rec. sem. bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb. Bd. XXXV. Hft. 1. 1912.
2. H. Blunk, Das Geschlechtsleben von Dyt. marg. I. Teil. Die Begattung. Zeitschr f. wiss. Zool. Bd. CII. S. 167—248. 1912.
3. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
4. R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dypt. marg. L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 1. 1912.
5. G. W. Müller, Der Enddarm einiger Insekten als Bewegungsorgan. Zool. Jahrb. Suppl. 15, Bd. 3. 1912.
1913. 1. H. Blunk, Das Geschlechtsleben des Dypt. marg. L. II. Teil. Die Eiablage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Hft. 1. 1913.
2. Th. Kerschner, Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparates von Tenebrio molitor. Zool. Jahrb. Bd. XXXVI. S. 337—376. 1913.
1914. P. Brass: Das 10. Abdominalsegment der Käferlarven als Bewegungsorgan. Zool. Jahrb. 37. Bd. 1914.

Erklärung der Tafel.

Tafel I.

Lina populi ♂: Längsschnitt durch den Penis. Vergr. 50mal.
Färbung: Hämatoxylin, Orange G. (Nur das Chitin ist farbig wiedergegeben.)
Es färbt sich:
blau: das unausgereifte Chitin,
orange: das geschmeidige, nicht elastische Chitin.
Braun und gelb ist Eigenfärbung des elastischen Chitins: Je dunkler, desto spröder, je heller, desto elastischer.

Lebenslauf.

Ich, Karl Martin Immanuel Wilhelm Harnisch, Sohn des Superintendenten und Oberpfarrers Dr. Fr. W. Harnisch, wurde am 9. Oktober 1887 zu Berkau (Kreis Stendal, Altmark) geboren. Ich bin evangelisch und preußischer Staatsangehörigkeit. Ich wurde bis Tertia zuhause vorbereitet, besuchte dann mit Unterbrechungen das Gymnasium zu Erfurt und Eisleben, wo ich Michaelis 1909 das Zeugnis der Reife erhielt. Ich bezog darauf die Universität Halle, um Theologie zu studieren, hörte aber bereits vom 1. Semester an aus Interesse an der Naturwissenschaft zoologische Vorlesungen, auch in meinem 3. Semester, das ich in Straßburg verlebte. Von dort wieder nach Halle zurückgekehrt, widmete ich mich in erster Linie der Zoologie.

Meine Lehrer in diesem Fache waren: Bruel, Döderlein, Gebhard, Haecker, Japha, Roux, v. Seydlitz, Taschenberg;

in Botanik: Karsten, Pringsheim, Ruland;

in Philosophie: Jaensch, Krueger, Menzer, Uphues.

Das Examen rigorosum bestand ich am 7. März 1914.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.